Die Schildbildung der San José-Schildlaus (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst. 1881)

Von Dr. Christa Disselkamp, Heidelberg

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung und Problemstellung 110
Die Schildbildung und die Entwicklung der San José-Schildlaus (SJS) 110
Anatomie und Histologie des Magendarmtraktus der SJS und seine Beziehungen zur Schildbildung 123
Material und Methode 123
Die Anatomie des Magendarmtraktus 123
Die Histologie des Magens 125
Die Histologie der Malpighischen Gefäße und des Darmes 126
Die Beziehungen des Magendarmtraktus zur Schildbildung 128
Die unterschiedliche Schildform bei den Geschlechtern 128
Vergleichende Größenuntersuchungen an männlichen Schilden 130
Vergleichende Untersuchungen über die Farbvariation der Schwarzschilde an verschiedenen Pflanzenteilen und Sorten 131
Die intrakortikale Schildbildung 134
Untersuchungen über die Volumenzunahme der SJS innerhalb der Entwicklung und ihr Zusammenhang mit der intrakortikalen Schildbildung 135
Die Weißschildbildung von SJS, die in Kulturschalen auf künstlichen Nährlösungen gehalten wurden 139
Material und Methode 139
Die Weißschildbildung und ihre Beeinflussung durch der Nährlösung zugesetzte Chemikalien 141
Die Abhängigkeit der Lebensdauer der SJS von der Zusammensetzung der Nährlösung 144
Die Beziehungen der Nahrungsaufnahme zur Weißschildbildung 146
Die Beeinflussung des Wachstums von Kressewurzeln durch den Speichel der SJS 147
Zusammenfassung 150
Literaturverzeichnis 152

Einleitung und Problemstellung

Die zu den Coccidea gehörige San José-Schildlaus (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst. 1881) — im folgenden kurz als SJS bezeichnet — ist einer der gefährlichsten Schädlinge des Obstbaues. Ihr Massenauftreten erklärt sich einerseits aus der großen Vermehrungsfähigkeit und leichten Verschleppbarkeit und andererseits aus der Widerstandsfähigkeit gegen Insektizide, gegen die der Schild des Parasiten einen nahezu vollständigen Schutz bietet. Da die erfolgreiche Bekämpfung eines Schädlings die genaue Kenntnis seiner Biologie voraussetzt und im Falle der SJS gerade der Schild die Bekämpfungsmittel von dem Tier fernhält, beschäftigt sich diese Arbeit hauptsächlich mit der Schildbildung und ihren Komponenten. Der Schild der SJS wurde nach verschiedenen Methoden und Gesichtspunkten untersucht, welche zusammen mit der sich darauf beziehenden Literatur in den jeweiligen Abschnitten besprochen und diskutiert werden sollen. Außerdem konnte mit Hilfe einer neuen Methode, die ein Halten der Jungläuse auf künstlichen Nährlösungen gestattete, die Beeinflussung der Weißschildbildung und der Lebensdauer der SJS durch verschieden zusammengesetzte Nährlösungen bearbeitet werden. Als Randgebiet wurde dann noch der Einfluß des Speichels der SJS auf das Pflanzenwachstum untersucht.

Die Schildbildung und die Entwicklung der San José-Schildlaus (SJS)

Die erste ausführliche Beschreibung der Entwicklung und Schildbildung der SJS gibt Reh (1899, 1900), nachdem sich schon andere Autoren, wie Goethe (1882), Berlese (1896), Howard (1896) und Marlatt (1906), mit diesen Problemen beschäftigt hatten, und zum Teil zu sich widersprechenden Ergebnissen gekommen waren. Erst nach dem Auftreten des Schädlings in Europa wird die Kenntnis seiner Biologie durch Arbeiten von Sachtleben (1933), Thiem und Gerneck (1934), Melis (1943, 1947), Lüdicke (1949, 1950) und Krause (1950) vervollständigt.

Zunächst sei hier ein kurzer, zum Verständnis dieser Arbeit notwendiger Überblick über die Entwicklung und Schildbildung gegeben. Darauf soll auf die einzelnen Komponenten der Schildbildung näher eingegangen werden.

Die Entwicklung der viviparen SJS verläuft unter einer superfiziellen Eifurchung im Muttertier meist innerhalb von 30 Tagen. Schwankungen in der Dauer der Embryonalentwicklung können nach Lüdicke (1949) durch Temperatur- und Ernährungseinflüsse bedingt sein. Die Anlage der Geburtsöffnung am Schild des Weibchens erfolgt durch die Ausbildung eines leicht von der Wirtsepidermis abgehobenen Zuwachsstreifens. Gleichzeitig ist die Abscheidung eines Geburtssekretes, das sich von dem zur Schildbildung verwendeten in seiner Konsistenz und Struktur unterscheidet, zu beobachten. Der Geburtsvorgang dauert bei einer durchschnittlichen Temperatur von 20° C ungefähr 1—2 Minuten (Lüdicke 1950). Die Jungtiere verbleiben je nach Temperaturverhältnissen noch 1—3 Tage unter dem mütterlichen Schild, unter dem sie dann, meist mit der Dorsalseite zur Unterlage unter heftigen Beinbewegungen hervorkriechen. Die etwas abgeplatteten, zitronengelben Jungläuse, mit einer durchschnittlichen Länge von 200 μ und einer Breite von 180 μ besitzen Augen, Antennen und Beine. Nach ein- bis zweitägigem Umherlaufen setzen sich die Jungläuse, durch thigmotaktische und Geruchsreize geleitet, auf der Wirtspflanze fest. Während des Festsetzens kugelt sich die Laus etwas ab, Fühler und Beine werden unter den Kör-

per eingeschlagen und während der Entwicklung teilweise resorbiert. Der Rüssel dringt meist intrazellulär, manchmal aber auch interzellulär, in das Pflanzengewebe ein. Gleich nach oder kurz vor dem Festsetzen bildet die Junglaus hauptsächlich auf dem Rücken den ersten Sekretflaum. Dieser verfestigt sich innerhalb von 12—36 Stunden zum Weißschild. Dieser Weißschild kann bei einem eventuellen Verlust innerhalb von 1—2 Tagen neu gebildet werden. Nach der Weißschildbildung kommt es zur Ausbildung eines anfänglich hellen, später sich dunkel verfärbenden Zuwachsstreifens, d. h. zum Beginn des Schwarzschildstadiums. Die Schilde dieses Stadiums sind in ihrem, durch verschiedene Faktoren bedingten Farbton unterschiedlich (siehe Teil 6 dieser Arbeit), so daß man nur mit Vorbehalt von einem Schwarzschildstadium sprechen kann. Die Fertigstellung des Schwarzschildes erfolgt mit ebenfalls anfangs helleren, später nachdunkelnden Zuwachsstreifen. Gegen Ende des Schwarzschildstadiums, nach etwa 10—12 Tagen, kommt es zur Häutung von der Erst- zur Zweitlarve. Bei der Häutung platzt die Bauchhaut des Tieres quer, entgegen den Angaben von R e h (1900) nicht oberhalb, sondern knapp unterhalb des Schlundgerüstes auf. Durch starke Kontraktionen des Tieres in der Längsrichtung wird der Riß zunächst ebenfalls in der Längsrichtung vergrößert und dann allseits erweitert. Unter weiteren Kontraktionen schlüpft die Laus dann bei gleichzeitiger Drehung des Körpers mit Hilfe des Rüssels mit dem Pygidium zuerst aus der Larvenhaut, so daß diese auf die dorsale Seite des Tieres zu liegen kommt. Die Verklebung der Larvenhaut mit dem Schild erfolgt durch ein vor der Häutung abgeschiedenes, weißes Sekret. Nach der Häutung zur Zweitlarve kommt es zur Bildung des endgültigen Grauschildes, der sich wie der Schwarzschild aus feinen, lockeren Sekretfäden und einem flüssig aus dem After abgeschiedenen, rasch erhärtenden Exkret zusammensetzt. Während der Bildung des Grauschildes, die wie die des Schwarzschildes erfolgt, wird auch der Ventralschild angelegt, der aus einem dünnen, weißen, mehr oder weniger in konzentrischen Ringen angelegten Gewebe besteht, das der Wirtsepidermis fest aufliegt. — Etwa 20 Tage nach der Geburt erfolgt die Häutung der weiblichen Zweitlarve zur Altlaus, die wie die erste Häutung verläuft. Auch die Larvenhaut der zweiten Häutung wird mit in den Schild eingebaut. Ungefähr 10—12 Tage nach der zweiten Häutung wird die Altlaus geschlechtsreif. Die Sommergeneration der SJS benötigt bis zur Erlangung der Geschlechtsreife etwa 30, die Wintergeneration etwa 50 Tage. Die Überwinterung erfolgt unter dem Schwarzschild als Erstlarve. Für Süddeutschland werden pro Jahr allgemein 2 Generationen, eventuell noch die Anfänge einer dritten, angenommen.

Die männliche Zweitlarve ist ebenso wie ihr Schild im Gegensatz zum Weibchen länglich oval. Beiden Geschlechtern fehlen in diesem Stadium die Extremitätenanhänge, jedoch hat das Männchen Augenanlagen. Etwa 18 Tage nach der Geburt erfolgt die Häutung des Männchens zur Pronymphe, nach der keine Vergrößerung des Schildes mehr stattfindet. Diese zweite Larvenhaut wird durch starke Kontraktionen in der Längsrichtung und mit Hilfe zweier an den Längsseiten des Schildes durch Sekretabscheidung gebildeter Schlupfleisten hinten aus dem Schild herausgestoßen. Diese Schlupfleisten dienen als Gleit- oder Reibflächen, an denen die alte Larvenhaut entlang aus dem Schild herausgeschoben wird. Entdeckelte, aber mit Zellophanschilden künstlich abgedeckte männliche Larven waren nicht mehr in der Lage, eine Häutung durchzuführen, da sie ohne die Schlupfleisten die alte Larvenhaut nicht mehr abstreifen konnten. Die Pronymphe hat wieder Fühler und Beinanlagen sowie Flügelansätze. Zwanzig Tage

nach der Geburt häutet sich die Pronymphe zur Nymphe, mit gegliederten Extremitätenanlagen, längeren Flügelscheiden und der Anlage eines Begattungsapparates am Hinterende. 24 bis 26 Tage nach der Geburt kommt es zur Häutung der nun wieder frei beweglichen Imago. Die Larvenhäute dieser beiden letzten Häutungen werden ebenfalls hinten aus dem Schild herausgestoßen, oftmals zusammen mit der zweiten Larvenhaut. Das Schlüpfen des Männchens erfolgt am Hinterende des Schildes nach der Chitinerhärtung. Das Männchen besitzt nun zwei schwach geäderte, irrisierende Vorderflügel mit angehefteten, verkümmerten Hinterflügeln, lange, gegliederte Fühler, vier Augen, Extremitäten und einen Begattungsapparat.

Bei der Entwicklung des Weibchens liegt, da es auf einem Larvenstadium geschlechtsreif wird, eine Neotonie vor; beim Männchen dagegen kann man, da regressive Vorgänge wie beispielsweise eine Auflösung des Darmes vorhanden sind, und die Umwandlung über verschiedene Stadien allmählich erfolgt, von einer Parametabolie sprechen.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen der einzelnen zum Schildbau verwendeten Fäden sowie des Weißschildes und seiner Oberfläche gestatteten einen Einblick in den morphologischen Bau des Schildes und seiner Komponenten.

Wie oben festgestellt, besteht der Schild der SJS neben den Larvenhäuten einmal aus hauptsächlich von den Pygidiumdrüsen abgeschiedenen Sekretfäden,

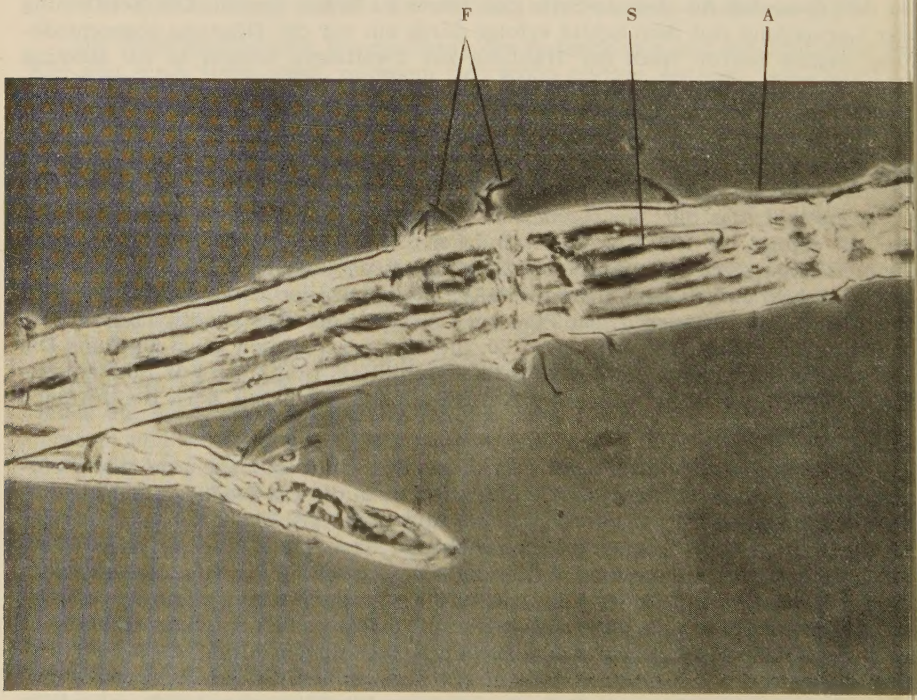


Abb. 1: A = Afterexkretfaden (phasenkontrastmikroskopisch)
F = Wollfäden
S = Strukturen des Afterexkretfadens
Vergrößerung: 500fach

die, um Verwechslungen zu vermeiden, im folgenden als „Wollfäden“ bezeichnet werden mögen, zum anderen aus einem flüssigen, nach dem Austritt aus dem After rasch erhärtenden Sekret, das zur Verklebung der Wollfäden dient. Dieses Afterexkret wird beim unvollständigen anomalen Schildbau oft in Form von zusammenhängenden Bändern abgeschieden. Abbildung 1 zeigt ein Afterexkretband, bei dem zunächst die starke Struktuierung (S) auffällt, die sich wohl durch Dichteunterschiede erklären lassen dürfte. Außerdem sind dem Exkretband anhaftende Wollfäden zu beobachten, was auf eine, wenn auch nur noch gering vorhandene Klebefähigkeit des Afterexkretes schließen läßt.

Nach L ü d i c k e (1949) scheidet die SJS, nach längerem Halten der Wirtspflanzen im Labor, oder nach Spritzungen mit dem Insektizid „E 605“ f viele Wollfäden ab, die aber wohl infolge einer Störung der Bewegungskoordination des Tieres nicht mehr zum Schild verwoben werden können. Wahrscheinlich liegt auch gleichzeitig eine Hemmung der Abscheidung des Afterexkretes vor.

Die auf diese Weise gewonnenen Wollfäden wurden dann elektronenmikroskopisch untersucht. Sie wurden unfixiert nur mit Wasser auf die Blenden gebracht. Bei den Wollfäden sind solche von einer durchschnittlichen Breite von 0,41 μ von dünneren mit einer Breite von 0,09 μ zu unterscheiden. Jedoch wurden Übergänge zwischen diesen beiden Typen nur selten beobachtet. Die breiteren Wollfäden bestehen wie aus der Abbildung 2 zu ersehen ist, aus einem Mittelstück, das gegen den Elektronenstrahl unbeständig ist und während des Mikroskopierens ausbrennt, und aus einer peripheren Hülle — hier als Seitenstücke sichtbar — die eine deutliche Längsstreifung erkennen lassen.

Abb. 2: M = Mittelstück des Wollfadens
S = Seitenstücke mit Längsstreifen
Vergrößerung: 24000 : 1, elektronenmikroskopisch 12000 : 1

Diese Längsstreifung ist noch besser in Abbildung 3 zu erkennen, bei der die Wollfäden vorher mit Diaphanol behandelt worden waren.

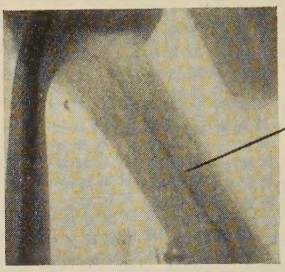


Abb. 3:
L = Längsstreifung der Seitenteile
Vergrößerung: 25 000 : 1

Das instabile Mittelstück der Wollfäden kann, wie aus Abbildung 4 ersichtlich ist, mit zur Verklebung der einzelnen Fäden untereinander dienen.

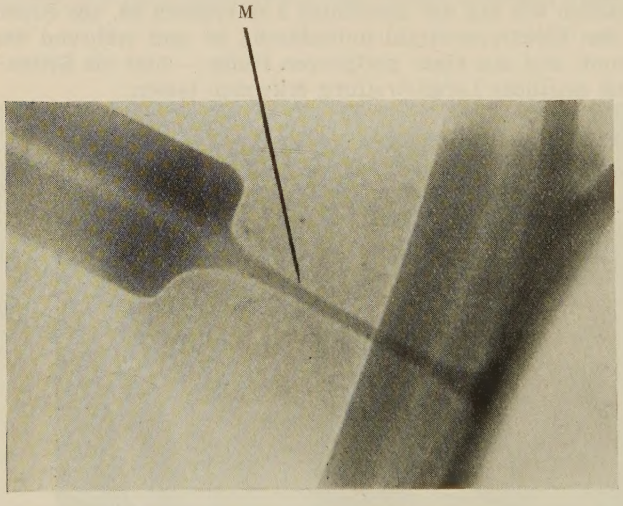


Abb. 4:
M = Mittelstück eines Wollfadens, der mit anderen Fäden verklebt ist, Seitenteile abgelöst.
Vergrößerung: 44 000 : 1, elektronenmikroskopisch 25 000 : 1

Die durch Bedampfung mit Chrom plastisch dargestellten Wollfäden zeigen keine runde, sondern eine Bandform (siehe Abb. 5).

Die dünneren Wollfäden, deren Stärke ungefähr dem Mittelstück der dickeren Wollfäden entspricht, besitzen kein Mittelstück. Andere Strukturen innerhalb dieser Fäden waren nicht festzustellen.

Das zur Verklebung der Wollfäden bei der anomalen Schildbildung in geringen Mengen abgeschiedene Aftersekret brennt wie das Mittelstück der Wollfäden beim Mikroskopieren aus. Es kann dabei die Wollfäden verkleben. Die Abbildung 6 zeigt zwei Fadenstücke, die durch einen ausbrennenden Exkretkristall gerade verklebt werden.

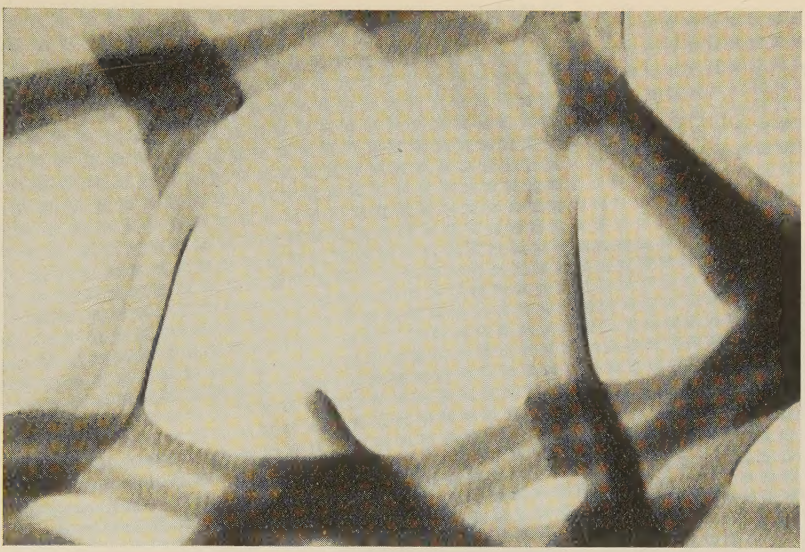


Abb. 5: Wollfäden chrombedampft.
Vergrößerung: 25000:1, elektronenmikroskopisch 13000:1

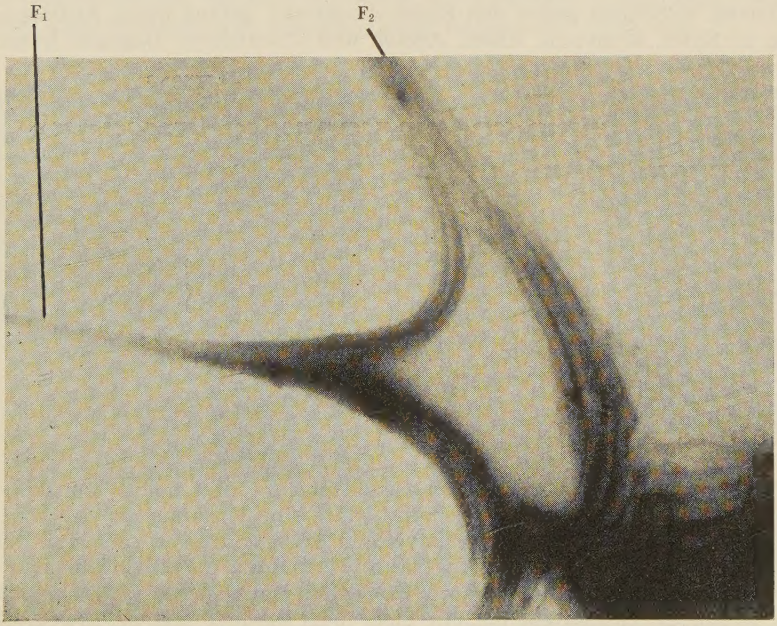


Abb. 6: F_1 und F_2 = Wollfäden, die durch gerade ausbrennendes Afterexkret verklebt werden.
Vergrößerung: 24000:1, elektronenmikroskopisch 12000:1

Die chemische Zusammensetzung der Ausscheidungen der Schildläuse ist in ihren Einzelheiten nicht genau bekannt, jedoch lassen sich innerhalb der Coccidea in bezug auf die Löslichkeit der Ex- und Sekretprodukte zwei Gruppen unterscheiden: 1. solche, die wachsartige, in organischen Lösungsmitteln leicht lösliche Sekrete abscheiden und 2. solche mit äußerst widerstandsfähigen, chitinähnlichen, in organischen Lösungsmitteln unlöslichen Ausscheidungsprodukten.

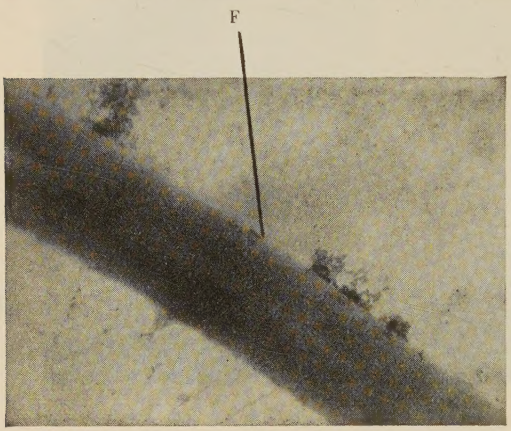


Abb. 7:
F = gequollener Faden nach Säurebehandlung (Eiweißschleier)
Vergrößerung: 12000:1

Zu dieser letzteren Gruppe ist die SJS zu stellen. Neben der Beständigkeit der unfixierten Wollfäden gegen den Elektronenstrahl, gelang keine Auflösung der Fäden in Xylol, Methanol, Äther, Aceton und Chloroform. Dagegen lösten sich

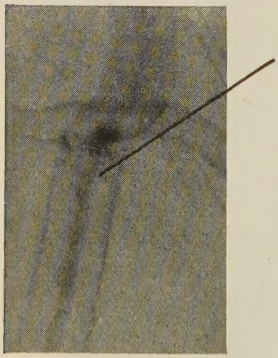


Abb. 8:
M = gequollenes Mittelstück des Fadens.
Vergrößerung: 25000:1

die Fäden in heißer konzentrierter Schwefelsäure und heißer konzentrierter Salpetersäure fast vollständig. Deshalb konnte eine Veränderung der Wollfäden durch Säuren im elektronenmikroskopischen Bild erwartet werden. Bei Behandlung der Fäden mit 2n kalter Salzsäure verklebten die Fäden, so daß keine Strukturen mehr zu erkennen waren. Über allen Blenden, die mit Säuren behandelte Wollfäden enthielten, lag ein mehr oder minder dichter Eiweißschleier. Dies bestätigt wieder, wie schon in einer einfachen Papierchromatographie der Wollfäden, in der das Vorhandensein von Serin und Tyrosin festgestellt

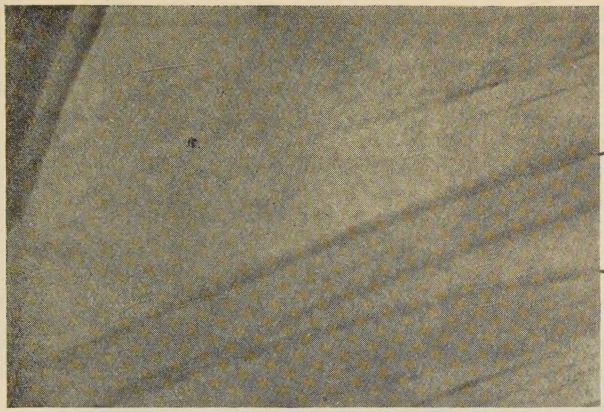


Abb. 9:
T_1 und T_2 = auseinandergewichene Fadenteile. Vergrößerung: 50000:1, elektronenmikroskopisch 25000:1

wurde, daß in den Wollfäden Eiweißstoffe enthalten sind. — Wollfäden, die mit kalter konzentrierter Salpetersäure behandelt worden waren, zeigten eine ungefähr dreifache Quellung gegenüber den Normalfäden (Abb. 7).

Eine Behandlung der Fäden mit 2n kalter Schwefelsäure führte zu einer Quellung des Mittelstückes, was kein Ausbrennungseffekt war (Abb. 8) und zu einem Auseinanderweichen der beiden seitlichen Fadenteile (Abb. 9).

Einwirkungen von Laugen zeigen insofern eine Ähnlichkeit in der Wirkungsweise wie die Säuren, als auch hier die Fäden verkleben und teilweise aufgelöst werden. Eine Quellung war allerdings nicht festzustellen (Abb. 11).

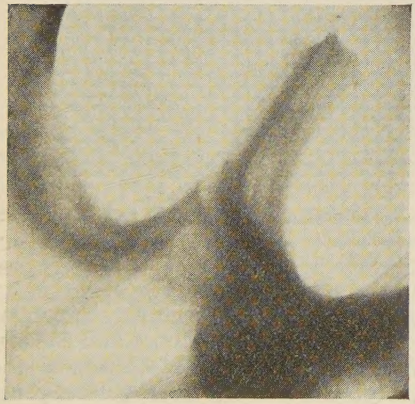


Abb. 10:
Verklebte Fäden nach 1KOH-Behandlung.
Vergrößerung: 25000:1

Diese Wirkung von Alkalien auf die Wollfäden bestätigt die Annahme von B e r a n (1940), der in der Schildsubstanz verseifbare Anteile, die durch Alkalien korrodiert werden können, vermutete, und deshalb zur Bekämpfung der SJS alkalische Emulsionen der hauptsächlich auf Seifenbasis aufgebauten Obstbaumkarbinoleen (Mittel- und Schweröle) verwendete und damit recht gute Erfolge erzielte.

Neben den Mineral- und Schwerölen, die hauptsächlich in den Winterspritzungen gegen die SJS Verwendung finden, dient das von den Farbenfabriken Bayer Aktiengesellschaft, Leverkusen, hergestellte „E 605" f zu Sommerspritzungen. Diesem in das Pflanzengewebe eindringenden Insektizid (Lüdicke 1950) wird hauptsächlich eine innertherapeutische Wirkung zugesprochen, d. h. das Gift wirkt indirekt auf die Laus, indem diese den in die Pflanzen eingedrungenen Wirkstoff mit dem Rüssel aus dem Saftstrom der Wirtspflanze gleichzeitig mit der Nahrung aufsaugt. Das „E 605" f wirkt aber auch auf die Wollfäden direkt ein.

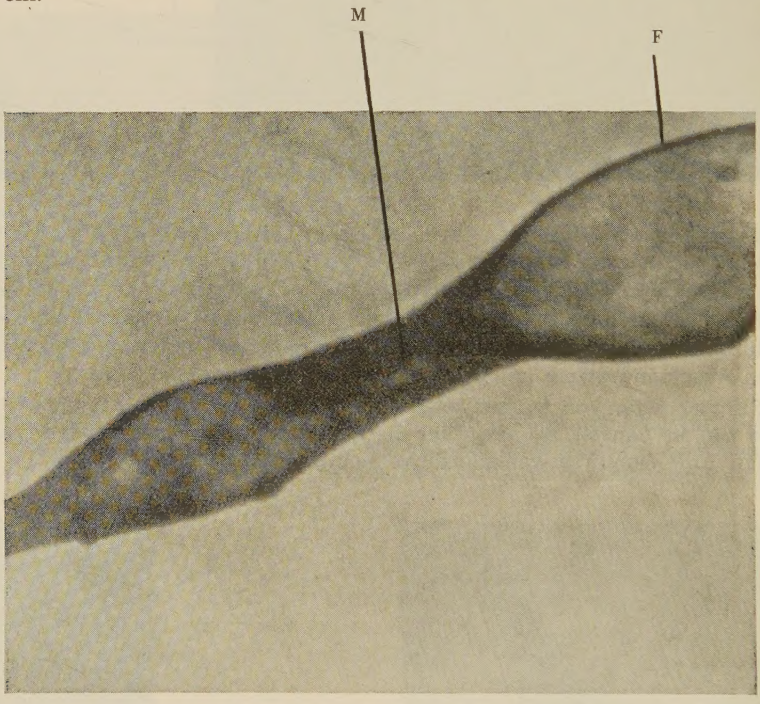


Abb. 11: M = nur noch undeutlich sichtbares Mittelstück des Wollfadens.
F = Wollfaden mit starker Blasenbildung.
Vergrößerung: 50000:1, elektronenmikroskopisch 25000:1

Wollfäden, die allerdings mit konzentriertem „E 605" f (Schrader) behandelt worden waren (Abb. 11), zeigten eine unregelmäßige Quellung und Blasenbildung. Aber auch geringere, in der Praxis verwendete Konzentrationen sind auf die Fäden nicht unwirksam. 0,01 % „E 605" f bewirken eine Quellung der Fäden und auch eine beginnende Blasenbildung (Abb. 12).

Setzt man die Konzentrationen auf 0,05 % „E 605" f herauf, so tritt bei gleicher Einwirkungsdauer (30 Minuten) wie beim vorigen Versuch eine stärkere Quellung und Blasenbildung auf (Abb. 13).

Der Schild an sich ist für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wegen seiner Undurchdringbarkeit weniger geeignet. Lediglich dünne Stellen des äußeren Randes des Weißschildes konnten untersucht werden.

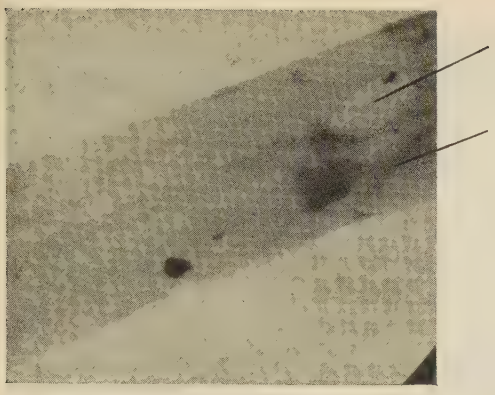


Abb. 12:
F = gequollener Faden mit beginnender Blasenbildung (B) (0,01 % „E 605" f).
Vergrößerung: 25 000 : 1

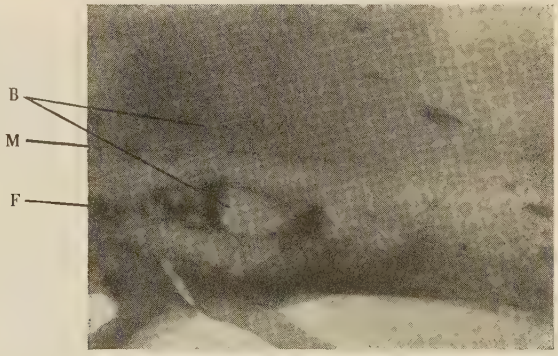


Abb. 13:
F = stark gequollener Faden
M = Mittelstück
B = Blasen
Vergrößerung: 25 000 : 1

Die Abbildung 14 zeigt den äußeren Rand eines Weißschildes. Auffallend war die große Zahl der dünnen Fäden, während bei den Untersuchungen der Wollfäden, die beim anomalen Schildbau gebildet worden waren, die breiteren Wollfäden stets in der Überzahl waren. Die Lage der Fäden im Weißschild zeigt eine gewisse Ordnung, die wohl auf die Webetechnik der SJS beim Schildbau zurückzuführen ist. Denn bei der Verklebung der Fäden zum Schild beschreibt die SJS mit dem Pygidium eine Dreieckbewegung. Diese Dreieckbewegung sowie die Lage der Fäden müßte eigentlich auch an Erhebungen und Vertiefungen der inneren Oberfläche des Schildes zu erkennen sein.

In der Elektronenmikroskopie dient das Abdruckverfahren (Mahl 1944, 1945, 1951) zum Sichtbarmachen von Oberflächenstrukturen. Zur Untersuchung der Innenfläche der Schilde wurde ein dünner Kollodiumfilm über die Schildinnenfläche von Schwarzschilden des ersten Larvenstadiums gegossen, in Wasser abgelöst, gewaschen, auf die Blenden gebracht und mit Chrom schräg bedampft, um ein plastisches Bild zu erhalten.

Zunächst lassen sich auf die ganze Schildinnenfläche verteilt kleine und große Erhebungen feststellen. Diese Erhebungen sind also mit ihrer höchsten Stelle gegen den Körper der Laus zu gerichtet (Abb. 15).

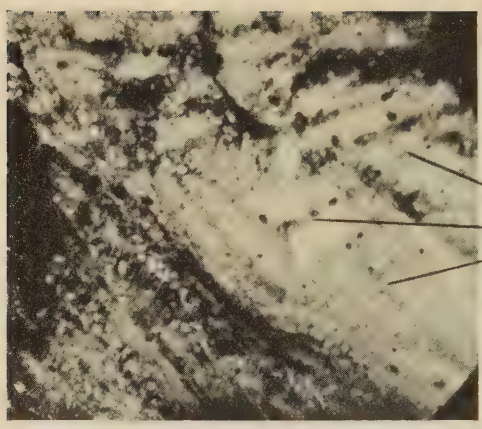


Abb. 14:
F = zum Schild verklebte Fäden.
Vergrößerung: 12000 : 1

Die Zonen der großen und kleinen Erhebungen verlaufen scharf abgegrenz nebeneinander. Es ist anzunehmen, daß die verschiedene Größe der Erhebunge auf die unterschiedliche Konsistenz des Aftersekretes bei den einzelnen Stadie der Schildbildung zurückzuführen ist. Die zum Schild verwobenen Wollfäde sind im Abdruck als nebeneinander verlaufende, nicht scharf abgegrenzte Linie zu erkennen, was durch das abgeschiedene Aftersekret bedingt sein dürft (Abb. 16).

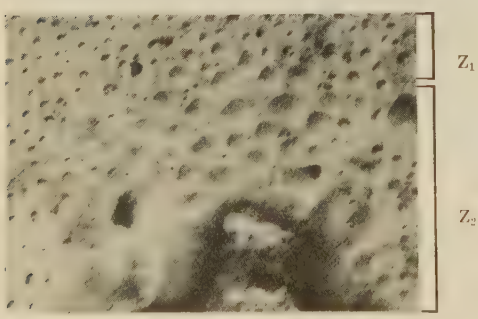


Abb. 15: Schildinnenabdruck (chrombedampft).
Z_1 = Zone der großen Erhebungen
Z_2 = Zone der kleinen Erhebungen
Vergrößerung: 13000 : 1

Zum Vergleich sei noch der Abdruck eines unversponnenen Fadens angeführt der sehr scharfe Konturen zeigt (Abb. 17).

Was die obenbeschriebene Dreieckbewegung des Pygidiums anlangt, so tri sie im Schildabdruck scharf als Erhebung nach der Laus zu hervor. Abbildung 1 zeigt die Dreieckbewegung im Abdruckverfahren. Es ist anzunehmen, daß dies Erhebung im Schildabdruck bei der Dreieckbewegung durch ein Eindrücken de Pygidiumspitze bei gleichzeitigem Zurseiteschieben während der Bewegung de noch deformierbaren Schildes zustande gekommen ist.

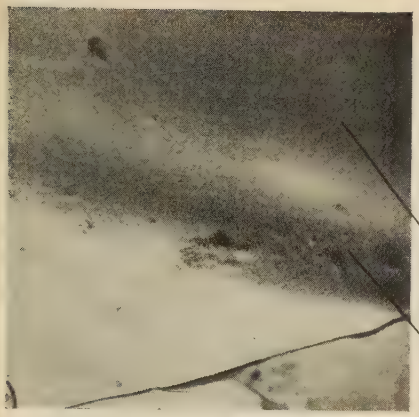


Abb. 16: Abdrücke von zum Schild verwobenen Fäden AF_1 und AF_2 (chrombedampft)
Vergrößerung: 13000 : 1

Abb. 17:
AF = Abdruck eines unversponnenen Fadens (chrombedampft).
Vergrößerung: 13000 : 1

Weitere Aufschlüsse über die Webetechnik im einzelnen konnten nicht erhalten werden, da ja immer nur sehr kleine Schildteile und keine ganzen Schilde auf einer Blende betrachtet werden konnten.

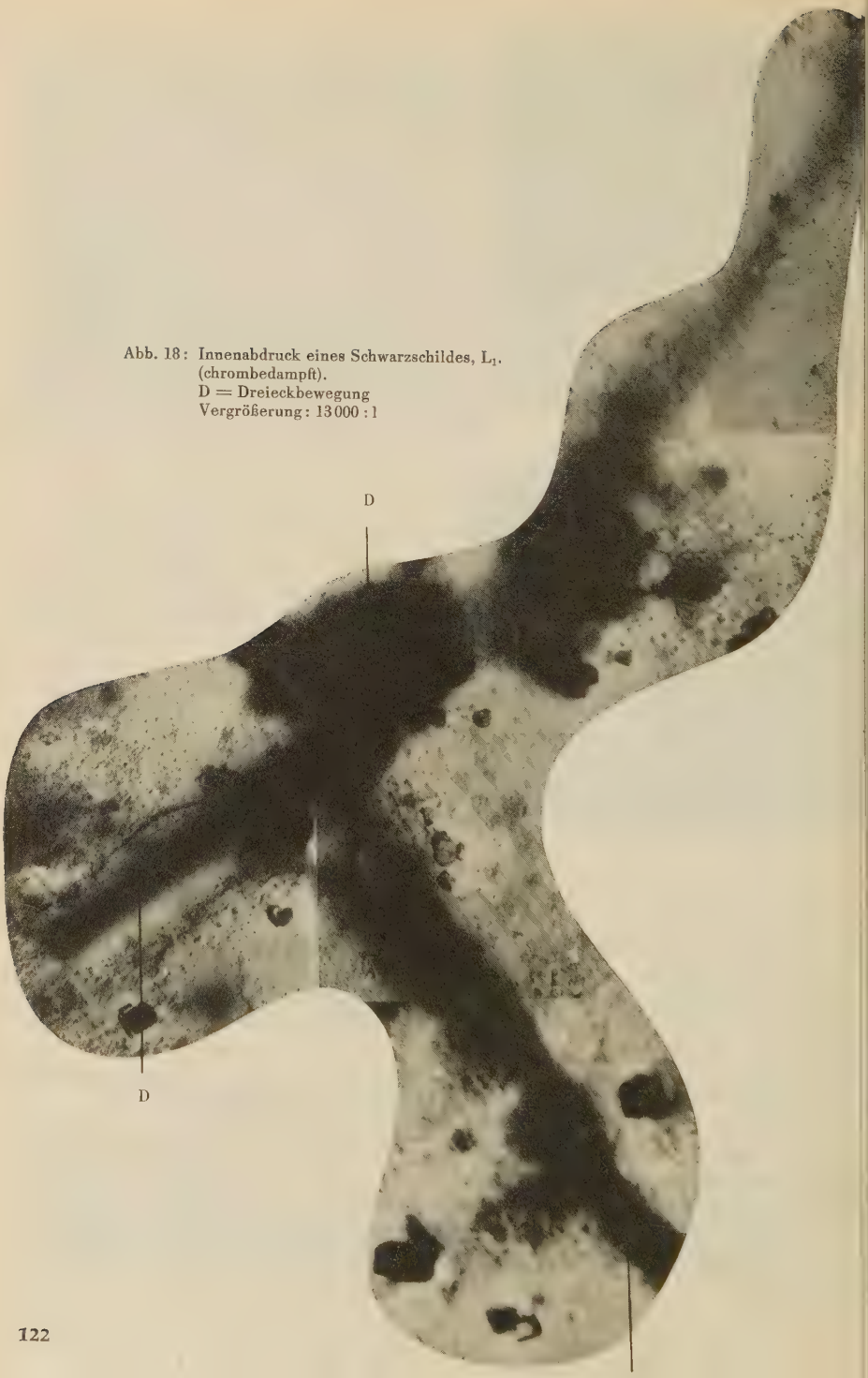
Die Deutung der Außenabdrucke der Schwarzschilde des ersten Larvenstadiums ist insofern erschwert, als hier noch Fremdkörper der eigentlichen Oberfläche aufliegen. Immerhin konnten bandförmige, in sich durch kleine Erhebungen strukturierte Unebenheiten festgestellt werden (Abb. 19).

Es darf also auch für die Außenfläche des Schildes angenommen werden, daß scharf voneinander getrennte tiefere und höhere Zonen vorkommen.

Der Schild der SJS setzt sich, um zusammenzufassen, aus folgenden Komponenten zusammen:

1. aus lockeren, verschieden breiten, bandförmigen von Sekretdrüsen abgeschiedenen Fäden, die gegen organische Lösungsmittel stabil sind, aber von Säuren und Laugen und auch durch das Insektizid „E 605" f angegriffen werden können,

Abb. 18: Innenabdruck eines Schwarzschildes, L_1.
(chrombedampft).
D = Dreieckbewegung
Vergrößerung: 13000 : 1



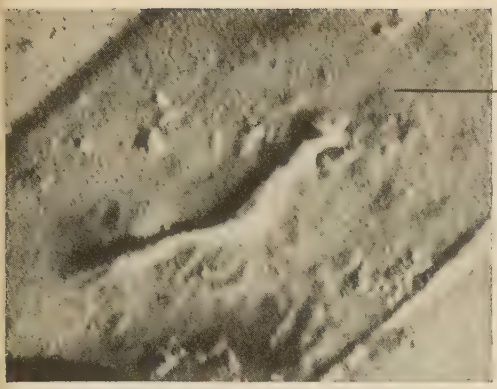


Abb. 19:
OU = Abdruck einer bandförmigen Oberflächenunebenheit, die in sich wieder strukturiert ist (chrombedampft).
Vergrößerung: 13000 : 1

2. aus einem flüssig aus dem After abgeschiedenen, dann aber rasch erhärtenden Se- bzw. Exkret, das zur Verklebung der Fäden dient und während des Schildbaues wahrscheinlich unterschiedliche Konsistenzen besitzt,
3. aus einer bzw. mehreren mit in den Schild eingebauten Larvenhäuten,
4. aus einem weiteren, von den dorsalen Drüsen abgeschiedenen weißen Sekret, das zur Verklebung der Larvenhäute in den Schild dient,
5. aus den ventral abgeschiedenen Fäden des Bauchschildes,
6. aus abgestorbenen Epidermisteilen der Wirtspflanze, die durch intrakortikale Schildbildung auf den Schild aufgelagert werden.

Anatomie und Histologie des Magendarmtraktus der SJS und seine Beziehungen zur Schildbildung

Da die Exkretabscheidung des Darmes für den Schildbau der SJS von großer Bedeutung ist, wurde zur Klärung der Entstehung und Abscheidung der von ihm abgegebenen Sekrete und Exkrete, sein Verlauf und seine Histologie untersucht.

Material und Methode

Quer- und transversale Längsschnitte folgender Entwicklungsstadien gaben einen gewissen Aufschluß über die Anatomie und Histologie des Magen-Darmtraktus: Späte, bereits festgesetzte L_1, L_2 und erwachsene Weibchen. Als Fixierungsmittel diente 70%iger Alkohol, die weitere Einbettung erfolgte über die Alkoholreihe, Aceton, Aceton-Benzol 1:1, Benzol, Benzolparaffin und reinstes Paraffin vom Schmelzpunkt 58—60° C, nach (Schulze 1927/28). Die Schnittdicke betrug 5 bzw. 10 μ. Die Hämalaun-Eosinfärbung sowie die Azanfärbung erfolgte nach Romeis (1948).

Die Anatomie des Magendarmtraktus

Nach Berlese (1892—1894), dessen Arbeiten einen gewissen Abschluß der Untersuchungen anderer Autoren wie Leukart (1847), Dujardin (1852),

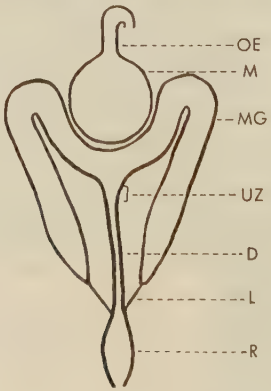
Leydig (1863), Lubbock (1858), Targioni-Tarzetti (1867), Mark (1877) und List (1885) darstellen, werden nach dem Darmverlauf der Coccidae drei Typen unterschieden:

a) Der *Pseudococcus*-Typ, der durch einen vom Ösophagus zum After durchgängigen Darm charakterisiert ist;

b) der *Lecanium*-Typ, bei dem ein Enddarm fehlt. Hier findet eine Exkretion aus dem Rectum, nur nach erfolgter Diffusion der Stoffe aus der Filterkammer, in die Leibeshöhle und von da in die Rektalblase statt. Nach neueren Untersuchungen von Pesson (1935) steht jedoch fest, daß dieser *Lecanium*-Typ nicht existiert, sondern seine Beschreibung auf einem Irrtum beruhte.

c) der *Diaspiden*-Typ. Diesem fehlt der Mitteldarm. Der sich zum Magen erweiternde Ösophagus ist von den Malpighischen Gefäßen scharf abgetrennt, so daß Exkretstoffe nur durch Diffussion aus dem Magen in die Malpighischen Gefäße bzw. in den mit ihnen in Verbindung stehenden Darm gelangen können. Childs (1914) widerspricht diesen Ausführungen Berleses (1892—1894), indem er auf Grund seiner Untersuchungen an *Epidiaspis piricola* del Guer einen Mitteldarm als Verbindung zwischen Magen und Enddarm beschreibt. Weber (1935) schließt sich jedoch den Ergebnissen Berleses an, da bei den Diaspiden die Filterkammer völlig fehle.

In bezug auf den Magendarmtraktus gehört die SJS zu dem obenbeschriebenen *Diaspiden*-Typ, was einmal durch 12 vollständige und 32 unvollständige Schnittserien, zum andern durch Präparationen an in 70%igem Alkohol fixierten L_2 festgestellt wurde. Die L_2 eignet sich für Schnittserien und Präparationen besonders gut, da in diesem Stadium, im Gegensatz zum erwachsenen Weibchen, noch keine Resorption des Verdauungsapparates stattfindet, und außerdem noch keine Embryonen vorhanden sind. Nach diesen Untersuchungen ergab sich für den Verlauf des Verdauungstraktus der SJS folgendes Bild (siehe Schema 1):



Schema 1:

OE = Ösophagus
M = Magen
MG = Malpighische Gefäße
UZ = Übergangszone
D = Darm
L = Ligament
R = Rektum

Vom Schlundgerüst aus zieht der schmale Ösophagus nach vorn und biegt dann zur entgegengesetzten Richtung um. Etwas unterhalb der Höhe des Schlundgerüstes erweitert sich der Ösophagus plötzlich zum großen, unpaaren, im Querschnitt kreisrunden Magen. Dieser Magen ist streng gegen die sich an ihn schlei-

fenförmig anlegenden, paarigen, mächtig entwickelten Malpighischen Gefäße, die nach einer kurzen Übergangszone in den schmalen Darm übergehen, abgeschlossen. Dieser Enddarm, der parallel zu den Malpighischen Gefäßen nach dem Pygidium zu verläuft, erweitert sich kurz vor der Ausmündung zum Rektum, an dem die beiden Malpighischen Gefäße durch Ligamente befestigt sind. Der Darmkanal der SJS ist demnach nicht durchgängig. Die Stoffe können also nur durch Diffusion aus dem Magen in die Leibeshöhle und von da in die Malpighischen Gefäße bzw. in den Darm gelangen.

Histologie des Magens (siehe Abb. 20)

Der unpaare Magen der SJS ist ein in seiner Form nahezu kugelförmiges Organ. Gegen die Leibeshöhle ist er durch die die Magenwand darstellenden Drüsenzellen bzw. durch die an sie anschließenden Muskelzellen abgeschlossen.

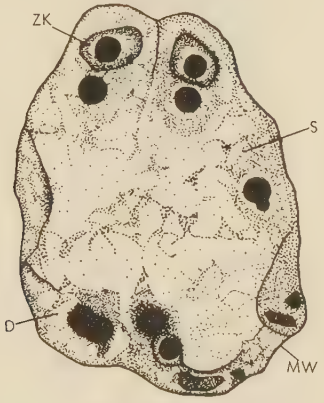


Abb. 20: SJS, zweites Larvenstadium, Magen quer. Vergrößerung etwa 375fach.
D = Drüsenzelle
ZK = Zellkern der Drüsenzelle, daneben Konkremente
MW = Magenwand (daran nach außen anschließend Muskelzellen, nicht gezeichnet)
S = Das in den Magenhohlraum abgegebene Sekret der Drüsenzellen

Das körnige, mit Azan sich blau färbende Sekret dieser Drüsenzellen wird durch Platzen des der Magenhöhle zugewandten Teiles der Zellwand direkt in den Magenhohlraum entleert. Die Kerne der Drüsenzellen sind, falls sie noch nicht durch die Sekretionstätigkeit aufgelöst worden waren, groß, wobei eine Konzentration des Kernplasmas an der Kernwand zu beobachten ist. Nahezu in jedem Kern, und wo diese schon aufgelöst waren, frei in der Magenhöhle, wurden kugelige, in zwei Fällen auch kantige, äußerst stark lichtbrechende Körper festgestellt. Es handelt sich dabei nicht, wie von M a r k (1877) beschrieben, um Fettkugeln, da sie auch, nachdem die Tiere mit fettlösenden Mitteln, wie z. B. mit Aceton, behandelt worden waren, immer wieder beobachtet wurden. Mit Azan und Hämalaun-Eosin färben sich diese Konkremente unbekannter Funktion wie das Sekret der großen, Sekretfäden absondernden Drüsen am Pygidium. Auch bei beginnender Resorption des Magens im Altlausstadium waren diese Konkremente zu beobachten.

Die Histologie der Malpighischen Gefäße und des Darmes (siehe Abb. 21—23)

Die paarigen, mächtig entwickelten Malpighischen Gefäße stehen beide gemeinsam mit dem Enddarm durch ein kaum sichtbares, mit Sekret angefülltes Lumen in Verbindung (Abb. 21). Histologisch bestehen die Malpighischen Gefäße aus zwei Zellreihen (Abb. 22), deren Zellen etwa um eine halbe Zellenlänge gegeneinander verschoben sind. Sie lassen ein enges Lumen zwischen sich, in dem oftmals ein mit Azan sich leuchtend blau anfärbendes Sekret beobachtet wurde. Die Plasmastruktur der Zellen der Malpighischen Gefäße ist nach innen körnig kompakt, nach außen zu fibrillär. Die in Einzahl vorhandenen Kerne liegen am Übergang, aber noch innerhalb der körnig kompakten, in die fibrilläre Plasmazone der Zellen.

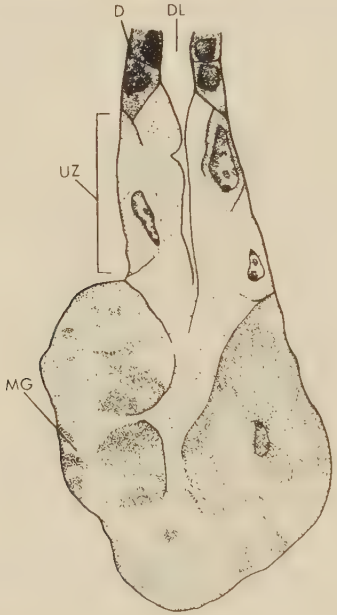


Abb. 21: SJS, zweites Larvenstadium, sagittal (längs). Zusammenhang Malpighische Gefäße - Darm. Vergrößerung: etwa 750fach

MG = Malpighisches Gefäß
UZ = Übergangszone mit stark sezernierenden Zellen
D = Darm
DL = Darmlumen

Wie oben schon erwähnt, gehen die Malpighischen Gefäße gemeinsam nach einer kurzen Übergangszone in den Darm über. Dieser Abschnitt ist histologisch von dem Darm und den Malpighischen Gefäßen scharf unterschieden, so daß die in dieser Arbeit gebrauchte Bezeichnung „Übergangszone" eine gewisse Berechtigung besitzt. Wie aus der Abb. 21 zu ersehen ist, haben die Zellen der Übergangszone, die sich zwischen die Malpighischen Gefäße und den Darm einschiebt, drüsigen sezernierenden Charakter. Das Darmlumen verengt sich sehr plötzlich an dieser Stelle, wird von dem von den Zellen der Übergangszone abgegebenen Sekret erfüllt und geht so allmählich in die Malpighischen Gefäße bzw. in das Lumen derselben über.

Abb. 22: SJS, zweites Larvenstadium, sagittal (längs) Malpighisches Gefäß.
Vergrößerung: etwa 750fach

ZK = Zellkern L = Lumen P = Plasma

Abb. 23: SJS, zweites Larvenstadium, sagittal (längs) Rektaldrüsen.
Vergrößerung: etwa 900fach

RD = Rektaldrüse AD = Ausführungsgang der Rektaldrüse
R = Rektum D = Darm

Der eigentliche Darmanfang nach der Übergangszone ist einmal durch eine Erweiterung des Lumens, zum anderen durch die kompakten Zellen gekennzeichnet. Das Darmlumen enthält wie der Magen ein mit Azan sich hellblau anfärbendes Sekret. In zwei Fällen wurden auch im Darmlumen farblose Konkremente beobachtet, die sich jedoch durch Fixationserscheinungen erklären lassen dürften. Der schmale, gerade nach hinten verlaufende Darm erweitert sich kurz vor der Ausmündung zum Rektum, das durch in Drei- oder Vierzahl mit einem gemeinsamen Gang in das Lumen einmündende Rektaldrüsen gekennzeichnet ist.

Die Beziehungen des Magendarmtraktus zur Schildbildung

Wie in Teil 2 dieser Arbeit beschrieben wurde, dient das flüssig aus dem After abgeschiedene, rasch erhärtende Sekret bzw. Exkret zur Verklebung der vorher gebildeten Fäden zum eigentlichen Schild.

Da nun, wie die anatomisch-histologischen Untersuchungen ergaben, die weiblichen SJS in den beiden ersten Larvenstadien und die Männchen bis zur Häutung zur Pronymphe keinen vom Ösophagus zum After durchgehenden Darm besitzen, sondern der Magen streng gegen die Malpighischen Gefäße und den Enddarm abgeschlossen ist und außerdem der Mitteldarm fehlt, stammt das aus dem After abgeschiedene Sekret bzw. Exkret entweder aus den Malpighischen Gefäßen oder dem Darm und dem Rektum, in das große Rektaldrüsen ihr Sekret abgeben, oder aus allen zusammen. Das zur Schildbildung dienende Sekret bzw. Exkret besteht demnach:

1. aus Exkretstoffen, die durch Diffusion aus dem Magen in die Leibeshöhle, von dort in die Malpighischen Gefäße aufgenommen, und wenigstens teilweise in den dünnen Enddarm und durch das Rektum zur Ausscheidung gelangen, und
2. aus dem Sekret, das die Rektaldrüsen in das Lumen des Rektums abgeben.

Somit besitzt die hier für die Ausscheidungen aus dem After gebrauchte Bezeichnung Sekret bzw. Exkret eine gewisse Berechtigung.

Auf die Bedeutung dieses Faktors der Schildbildung in bezug auf die Bekämpfung der SJS sei hier nur kurz verwiesen. So geht z. B. nach Spritzungen mit „E 605" f die Fähigkeit, die Wollfäden durch das Aftersekret zum Schild zu verkleben, fast völlig verloren, bedingt durch die Störung der Bewegungskoordination und starke Fadenausscheidung. Neben der innertherapeutischen Wirkung des „E 605" f ist also auch eine äußere Beeinflussung des Schildes vorhanden und damit eine leichtere Bekämpfbarkeit gewährleistet.

Die unterschiedliche Schildform bei den Geschlechtern

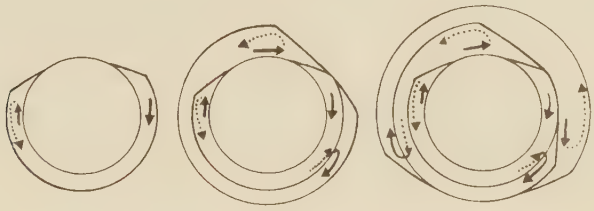
Der Weiß- sowie der Schwarzschild der Erstlarven zeigen hinsichtlich der Schildform keinen Unterschied bei den Geschlechtern. Erst bei der Ausbildung des Grauschildes (zweites bzw. drittes Larvenstadium) tritt ein deutlicher Unterschied in der Form auf.

Der fertige Grauschild des Weibchens ist kreisrund. Ihm liegt oft noch der Rest des Weißschildes, stets aber der Schwarzschild in der Mitte auf. Die Bildung des Grauschildes erfolgt durch sichelförmige Zuwachsstreifen (Reh 1900, Lüdicke 1949), die, wie oben beschrieben, aus lockeren Fäden und einem flüssig aus dem After abgeschiedenen, rasch erhärtenden Sekret bestehen. Bei der Ausbildung der Zuwachsstreifen scheidet die Laus zuerst unter Drehung des Pygidiums mit Hilfe des Rüssels lockere Fäden fast ganz um den Schild herum aus, wobei die Drehung bzw. der überstrichene Winkel ungefähr 320° beträgt.

Dann verklebt das Tier, indem das Pygidium in entgegengesetzter Richtung wie bei der Abscheidung der Sekretfäden gedreht wird, die vorher gebildeten Fäden mit Aftersekret und Afterexkret. Dabei wird alle 1—2 Minuten bei einer durchschnittlichen Temperatur von 30° C ein Exkrettropfen abgeschieden. Die Drehung während der Abscheidung des Aftersekretes geht nicht ganz so weit wie der Ansatzpunkt der vorher gebildeten Fäden. Sodann setzt eine neue Produktion lockerer Fäden ein, die in entgegengesetzter Richtung bis zu der Ansatzstelle des ersten Fadenstreifens durchgeführt wird. Darauf erfolgt wieder unter Änderung der Drehrichtung die Verklebung der Fäden mit Exkret, bis kurz vor den Ansatzpunkt des zweiten Fadenstreifens und so fort. Auf diese Weise wird durch die Verlagerung der nichtumsponnenen Stelle des vorhergehenden Zuwachsstreifens ein mehr oder minder konzentrischer Schild gebaut.

Schema 2 zeigt die Entstehung eines weiblichen Grauschildes durch Zuwachsstreifen, die zur besseren Verdeutlichung übertrieben breit gehalten sind. Die ausgezogenen Pfeile zeigen die Richtung der Produktion der Sekretfäden, die gestrichelten Pfeile die der Exkretabscheidung aus dem After zur Verklebung der Fäden.

Schema 2:

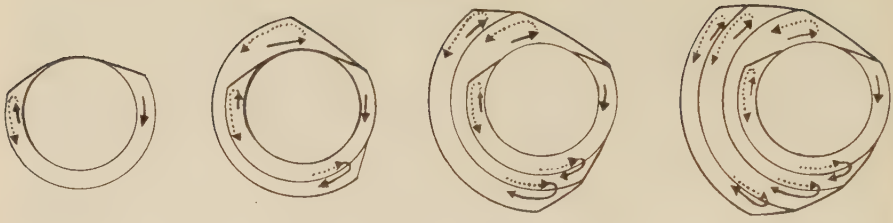


I II III

Hinsichtlich des dem Grauschild aufliegenden Schwarzschildes wurden aber auch leicht exzentrisch angelegte weibliche Schilde beobachtet, die durch eine Verminderung des umsponnenen Winkels entstanden waren. Es ist möglich, daß die intrakortikale Lage der Schilde auf der Rinde, wohl als Folge von unterschiedlichen Härtegraden des Substrates, einen Einfluß auf den umsponnenen Winkel hat. Denn auf Zweigen findet man sehr viel häufiger exzentrisch gebaute Schilde als auf Früchten oder Blättern, auf denen fast keine intrakortikale Lage der Schilde vorliegt und die, abgesehen von wenigen Ausnahmen, stets mehr oder weniger konzentrisch gebaut sind.

Wird nun der umsponnene Drehwinkel kleiner, etwa 180°, und setzt somit schon nach der halben Umdrehung die Änderung der Drehrichtung ein, so erklärt sich ohne weiteres die Form der männlichen Grauschilde, die etwa doppelt so lang als breit sind. Zuerst bildet das Männchen um den Schwarzschild einen konzentrischen, aus zwei Zuwachsstreifen bestehenden Ring. Dann erfolgt die Ausbildung weiterer Zuwachsstreifen in der oben geschilderten Weise. Diese Zuwachsstreifen überstreichen aber im Gegensatz zum weiblichen Schild nur einen Winkel von etwa 180°. Der umsponnene Winkel verkleinert sich weiter mit dem wachsenden Abstand von dem exzentrisch liegenden Schwarzschild. Für die längliche Schildform dürften wohl auch die Schlupfleisten beeinflussend sein. Nach der Häutung zur Pronymphe erfolgt keine Vergrößerung des männlichen Schildes mehr; dagegen vergrößert das Weibchen, wenn auch nur geringfügig, seinen Schild noch nach der Häutung zur Altlaus.

Schema 3:



I II III IV

Schema 3 (I—IV) zeigt das Zustandekommen eines exzentrischen männlichen Schildes. Dabei geben die ausgezogenen Pfeile wieder die Richtung der Fadenproduktion, die gestrichelten Pfeile diejenige einschließlich der Exkretproduktion an, durch die die Fäden zum Schild verklebt werden.

Diese oben geschilderte Bauweise der Schilde der SJS wurde an insgesamt 112 Tieren beobachtet. Von diesen zeigten nur 6 einen anomalen Schildbau, der aber auf verfrühtes Absterben bzw. auf eine Parasitierung dieser Tiere zurückzuführen war.

Vergleichende Größenuntersuchungen an männlichen Schilden

Untersuchungen über das Längen- und Breitenverhältnis der männlichen Schilde ergaben Unterschiede in der Ausbildungsform zwischen denen der Sommer- und Wintergeneration der SJS.

Versuch I

Material: An frischem Freilandmaterial wurden die Längen und Breiten von fertig ausgebildeten männlichen Grauschilden der Sommergeneration gemessen.

Längen: $\overline{x}$ Mittelwert = 27.64 (Mikrometerwert)
= 953.58 ± 9.18 μ (Mittelwert mit mittlerem Fehler)
Streuung σ = 91.8
Anzahl der untersuchten Schilde n = 100

Breiten: $\overline{y}$ = 15.51 = 535.44 ± 5.36 μ
σ = 53.6
n = 100

Versuch II

Material: Schwarzschilde der Wintergeneration wurden auf Zweigen bei der durchschnittlichen Zimmertemperatur von 20° C und einer relativen Feuchtigkeit von 40 % bis zur vollen Ausbildung der männlichen Grauschilde gehalten und dann ausgemessen.

Längen: $\overline{x}$ = 27.32 = 943.23 ± 5.35 μ
σ = 53.5
n = 100

Breiten: $\overline{y}$ = 16.36 = 565.11 ± 4.77 μ
σ = 47.7
n = 100

Ein Mittelwertsvergleich der Versuche I und II ergab für die Längen keinen signifikanten ($P \sim 0.4$, $t = 0.927$ bei 198 Freiheitsgraden), für die Breiten dagegen einen signifikanten Unterschied ($P < 0.001$, $t = 4.13$ bei 198 FG.); d. h. die bei Zimmertemperatur zur Entwicklung gebrachten Schilde der Wintergeneration sind breiter als die im Freiland gebildeten der Sommergeneration, was sich eventuell durch verschiedene Temperatur- und Ernährungsverhältnisse erklären ließe.

Versuch III

Material: An frischem Freilandmaterial wurden die Längen und Breiten der männlichen Schilde der Wintergeneration bestimmt.

Längen: $\bar{x} = 27.74 \pm 0.69$
$\sigma = 2.10$
$n = 50$

Breiten: $\bar{y} = 16.66 \pm 0.295$
$\sigma = 2.065$
$n = 50$

Da der Korrelationskoëffizient ein Maß für die Kovariabilität zweier Variablen darstellt, konnten mit seiner Bestimmung und Vergleich genauere Angaben über die Abhängigkeit der Längen und Breiten voneinander gemacht werden. Bei Versuch 1 ergab sich hinsichtlich der Längen und Breiten ein Korrelationskoëffizient von $r = 0.2771$ ($P < 0.01$), was besagt, daß bei den Schilden eine signifikante Korrelation von Längen und Breiten vorliegt. Ebenso war bei Versuch III eine signifikante Korrelation der Längen und Breiten zu beobachten ($r = 0.6057$, $P < 0.001$), jedoch war hier die Variabilität geringer als bei Versuch I. Dagegen zeigte der Versuch II keine Korrelation, höchstens den Verdacht einer solchen ($r = 0.1426$, $P > 0.1$). Längen und Breiten variieren hier für sich, d. h. die Bewegung beim Schildbau erfolgt willkürlich.

Ein Vergleich der Korrelationskoëffizienten ergab ein ähnliches Verhalten der im Labor ausgebildeten Schilde wie das der Sommerfreilandschilde (Versuch I—II. $P > 0.3$, $t = 0.91$, $FG = 196$) und eine verschiedene Korrelation von Längen und Breiten einmal der Sommerfreiland- gegenüber den Freilandwinterschilden (Versuch I—III. $P < 0.01$, $t = 2.77$, $FG = 146$), zum anderen beim Vergleich von den Laborwinter- zu den Freilandwinterschilden (Versuch II—III. $P. < 0.01$, $t = 2.715$, $FG = 146$).

Diese erhaltenen Unterschiede würden sich u. a. durch die Vegetationsruhe der Wirtspflanzen im Winter und insbesondere die damit veränderte Nährstoffqualität bzw. -quantität für die SJS im Frühjahr bzw. durch die verschlechterte Nahrung beim Halten der Zweige im Labor erklären lassen.

Vergleichende Untersuchungen über die Farbvariationen der Schwarzschilde (L_1) an verschiedenen Pflanzenteilen und -sorten

Da sich der Schild der SJS aus Sekreten und Exkreten zusammensetzt, ist anzunehmen, daß die Farbe der Schilde durch bestimmte Faktoren, wie beispielsweise durch eine unterschiedliche Ernährung oder durch die mehr oder minder tiefe intrakortikale Lage beeinflußt wird. Die folgenden Untersuchungen zeigen, daß sich die Farben der Schilde auf verschiedenen Pflanzenteilen und -sorten unterscheiden und, daß diese Unterschiede wohl hauptsächlich durch die Ernährungsverhältnisse bedingt sind.

Als Material dienten ungespritzte frische Apfelzweige, Blätter und Früchte. Von diesen wurden Schwarzschilde des ersten Larvenstadiums abpräpariert und

mit drei Farbabstufungen der Horadamfarbtafel der Firma Schmincke & Co., Düsseldorf, verglichen.

Farben nach Ostwaldt erwiesen sich in ihren Abstufungen als ungünstig, jedoch seien hier die den verwendeten Farben am nächsten liegenden Ostwaldtschen Farbtöne angegeben:

Gebrannte grüne Erde	Ostwaldt n g 5
Sepia nat.	Ostwaldt l i 5
Elfenbeinschwarz	Ostwaldt p o

Die für die Untersuchungen zum Vergleich gewählten Farbtöne entsprechen nicht immer ganz den Schildfarben, jedoch waren die Farbabstufungen groß genug, um alle Schilde einwandfrei zu dieser oder jener Gruppe stellen zu können. Da auch die intrakortikale Schildbildung bei den Schilden des Schwarzschildstadiums (L_1) noch sehr gering ist, war die Gewähr gegeben, daß die eigentliche Schildfarbe durch die intrakortikale Lage nicht überdeckt war.

Untersucht wurden fünf Apfelsorten von verschiedenem Standort. Dabei wurde die Schildfarbe von Schwarzschilden auf Zweigen, Früchten, Blattober- und Blattunterseite getrennt geprüft. Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Verteilung der verschiedenfarbigen Schilde der einzelnen Pflanzenteile unterschiedlicher Sorten.

Tabelle 1:

	Elfenbein schwarz	Sepia nat.	Gebr. gr. Erde	Anzahl der Schilde
1. Lokalsorte				
Blattunterseite	38	34	28	100
Blattoberseite	54	38	8	100
Frucht	56	30	14	100
Zweig	90	10	0	100
2. Goldparmäne				
Blattunterseite	9	15	26	50
Blattoberseite	29	14	7	50
Frucht	30	12	8	50
Zweig	40	10	0	50
3. Croncelsapfel				
Blattunterseite	7	14	29	50
Blattoberseite	19	25	6	50
Frucht	30	11	9	50
Zweig	37	13	0	50
4. Roter Trierer Weinapfel				
Blattunterseite	6	15	29	50
Blattoberseite	28	15	7	50
Frucht	28	20	2	50
Zweig	34	16	0	50
5. Rheinischer Bohnapfel				
Blattunterseite	13	13	24	50
Blattoberseite	30	16	4	50
Frucht	24	19	7	50
Zweig	43	7	0	50

Die an fünf verschiedenen Proben (Umfang 4 × 50, 1 × 100 Schilde) durchgeführten Farbvergleiche wurden statistisch mit der f^2-Methode (3 × 4-Tafel) untersucht. Es ergab sich ein signifikanter Unterschied in der Farbtypenverteilung der Schilde des Schwarzschildstadiums an verschiedenen Pflanzenteilen, $f^2 = 340.114$ bei 30 Freiheitsgraden mit einem $P < 0.001$. Dieser Unterschied ließe sich durch eine verschiedene Zusammensetzung der Pflanzensäfte an Zweigen, Blättern und Früchten erklären. Außerdem ist anzunehmen, daß je nach der Stärke der vor dem Saugen mit dem Rüssel zu durchbohrenden Pflanzenepidermis die äußeren oder inneren Zellschichten als Nahrungsquelle dienen, und die dadurch bedingte Verschiedenheit der Nahrung eine Änderung der Schildfarbe hervorruft.

Weitere Unterschiede hinsichtlich der Schildfarbe bestehen zwischen den an fünf verschiedenen Orten und Sorten entnommenen Proben. Es handelt sich hierbei gleichfalls um signifikante Unterschiede, da die Proben inhomogen sind, $f^2_{hom} = 86.273$ bei 24 Freiheitsgraden mit einem $P < 0.001$. Auch diese Unterschiedlichkeit der Sorten deutet auf eine Beeinflussung der Schildfarbe durch die Ernährung hin; denkt man z. B. an den verschiedenen Zuckergehalt der Früchte unterschiedlicher Sorten.

Aus der zahlenmäßigen Verteilung der Schildfarben (siehe Tabelle 1) auf verschiedenen Pflanzenteilen ist der Unterschied der auf der Blattunterseite gebildeten Schilde zu denen der anderen Pflanzenteile besonders auffällig. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Lichtverhältnisse, nämlich Belichtungsdauer und Intensität, beeinflussend auf die Schildfarbe wirken könnten, insbesondere da, wie im Abschnitt 2 beschrieben wurde, bei der Schwarzschildbildung zuerst hellere, später sich dunkler färbende Zuwachsstreifen angelegt werden. Zur Klärung dieser Frage wurden Versuche mit je einer Wiederholung bei auf Zweigen gehaltenen SJS, die verschiedener Belichtungsdauer und Temperatur ausgesetzt waren, durchgeführt: 1. bei normalem Tag—Nacht-Rhythmus; 2. bei Dauerbelichtung und 3. bei Dauerdunkelheit. Die Temperatur betrug je Versuch 15—18° C und 22—25° C, die relative Feuchtigkeit 52—60 %. Die statistische Auswertung erfolgte als „Überlebendversuch", d. h. es wurde die Zahl der Tage, die die einzelnen Tiere bis zur Bildung eines Schwarzschildes benötigten, bestimmt. Dann wurden die so erhaltenen, aber zur Stabilisierung der Varianz wurzeltransformierten Daten 1. auf die Beeinflussung der Geschwindigkeit der Schwarzschildbildung, 2. auf die Beeinflussung durch verschiedene Temperaturen, 3. auf die Wechselwirkung von Temperatur und Belichtungsdauer mit einer Varianzanalyse und 4. die zahlenmäßige Verteilung der Schildfarbe am Ende des Versuches bestimmt. Hinsichtlich der Belichtungsdauer ergab sich bei einem $P = 15—20$ % ($F = 2.33$, Freiheitsgrade 2; 174) kein signifikanter Unterschied, d. h. eine längere Belichtungsdauer hat auf die Geschwindigkeit der Schwarzschildbildung keinen Einfluß. Dagegen beschleunigen wie erwartet höhere (22—25° C) Temperaturen gegenüber niedrigeren (15—18° C) die Schwarzschildbildung ($P < 0{,}1$ %, $F = 30\,892$, FG = 1; 174). Eine Wechselwirkung zwischen Temperatur und Belichtungsdauer war nicht festzustellen ($P > 80$ %), ebenso zeigten die auf der „Schattenseite" der Zweige gebildeten Schilde keine Unterschiede.

Bei der Untersuchung der Schildfarben am Versuchsende wurden die beiden Farben „Elfenbeinschwarz" und „Sepia nat." im Verhältnis 8 : 1 beobachtet. Dies bestätigt wieder (siehe Tabelle 1), daß die hellste Schildfarbe „gebrannte grüne Erde" auf Zweigen völlig fehlt, weiterhin zeigt dieser Versuch, daß eine Variation der Belichtungsdauer in negativer oder positiver Richtung, ebenso wie eine

Variation der Temperatur und Belichtungsintensität keinen Einfluß auf die Intensität der Farbe der Schwarzschilde hat.

Demnach ist anzunehmen, daß die unterschiedliche Schildfarbe der Schwarzschilde des ersten Larvenstadiums auf die verschiedene Zusammensetzung der Nahrung, die sich neben verschiedenen Pflanzenteilen und -sorten auch nach der Einstichtiefe des Rüssels richtet, zurückzuführen ist.

Nach diesen Beobachtungen in bezug auf die Schildfarbe lassen sich zwischen den gebräuchlichen Bezeichnungen „Schwarz- und Grauschild" keine scharfen Grenzen ziehen. Vielmehr sind zwischen diesen beiden Stadien alle Übergänge möglich. Eine exakte Definition für ein Schildstadium hinsichtlich der Farbe, wie es bisher üblich war, ist unmöglich. Deshalb wäre es wünschenswert, in der Fachliteratur an Stelle der Bezeichnung der Schildfarbe für ein Entwicklungsstadium dieses mit seinem Larvenstadium z. B. L_1, L_2 usw. zu benennen, zumindest aber das dazugehörige Larvenstadium mit anzugeben.

Die intrakortikale Schildbildung

Durch die intrakortikale Schildbildung, wie man sie bei gewissen Schildlausarten antrifft, verschaffen sich die Tiere einerseits durch die Auflagerung der obersten Zellschicht der Pflanze auf den Schild eine vorzügliche Tarnung, andererseits wird ihr Festhaften auf der Wirtspflanze dadurch wesentlich begünstigt.

Nachdem sich schon M a r l a t t (1906) und R e h (1899, 1900) mit der intrakortikalen Schildbildung beschäftigt hatten, beschreibt sie M o r s t a d t (1908) eingehend bei *Diaspis fallax*. Nach diesem Autor ist sie dadurch charakterisiert, „daß die Larve sich frei auf der Oberfläche des betreffenden Pflanzenteiles festsetzt, wogegen dann der weitere Schild unter die ringsum emporgehobene Zellage eingeschoben wird, während die Larvenhaut davon frei bleibt. Die intrakortikale Schildbildung tritt auf Rinden und Früchten auf".

M o r s t a d t erkennt also damals richtig, daß das Emporheben der obersten Epidermisschicht mittels des Pygidiums geschieht.

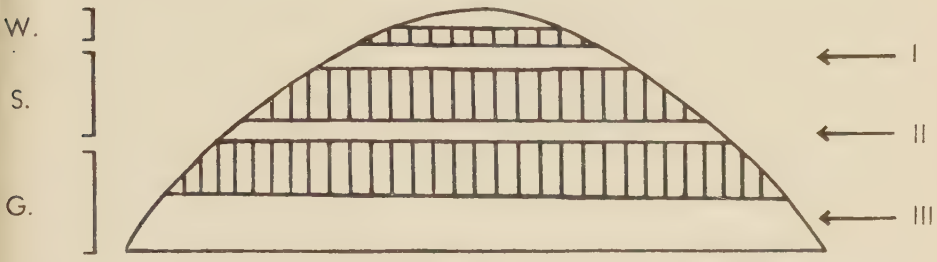
L ü d i c k e (1950) zeigte die intrakortikale Schildbildung von *Quadraspidiotus perniciosus* Comst., indem er einen Apfelzweig teilweise von Schildläusen befreite und mit roter Fettstiftsubstanz dünn und gleichmäßig bestrich. Die sich später auf dem so behandelten Rindenteil festsetzenden Jungläuse lagerten während der Schildbildung rote Fettstiftsubstanz auf den Schild auf und bildeten so gewissermaßen einen künstlichen intrakortikalen Schild.

Diese Beobachtung wurde nun in eigenen Versuchen im Zusammenhang mit den verschiedenen Häutungs- oder Schildstadien der SJS zunächst bei weiblichen Tieren untersucht.

Nach dem Festsetzen bilden die Jungtiere innerhalb von 12 bis 36 Stunden einen Weißschild, dessen äußerster Rand bereits durch einen sehr dünnen, nicht immer zu beobachtenden Zuwachsstreifen intrakortikal gebaut sein kann. Dieser Zuwachsstreifen stellt schon den Übergang zum Schwarzschild (L_1) dar. Eine geringe Quellung der Laus führt zu einem etwas breiteren, suprakortikal gelegenen Streifen. Bis zur ersten Häutung, also fast bis zum Ende des Schwarzschildstadiums wird der Schild dann breit intrakortikal gebaut. Nach der Häutung zur Zweitlarve kommt es infolge einer Quellung des Tieres zu einem schmalen suprakortikal gelegenen Ring. Bis kurz vor der zweiten Häutung zur Altlaus

wird der Schild dann breit intrakortikal gebaut. Je nach der Stärke der Quellung des Tieres während der zweiten Häutung wird der Schild dann entweder supra- oder intrakortikal fertiggestellt.

Schema 4:



Schema 4 zeigt übertrieben breit gezeichnet die einzelnen supra- bzw. intrakortikal angelegten Schildteile. W = Weißschild, S = Schwarzschild, G = Grauschild. I = suprakortikaler Teil (Quellung), II = suprakortikaler Teil (1. Häutung), III = suprakortikaler Teil (2. Häutung).

Bei Untersuchungen an männlichen Schilden konnte innerhalb der Entwicklung nur des ersten und zweiten Larvenstadiums eine Abhängigkeit zwischen supra- bzw. intrakortikal gelegenen Schildzonen und den Häutungen festgestellt werden.

Die meisten intrakortikal gelegenen Schilde finden sich verständlicherweise auf Zweigen mit rauher Epidermis, weniger auf solchen mit glatter Oberfläche, oder auf Blättern und Früchten.

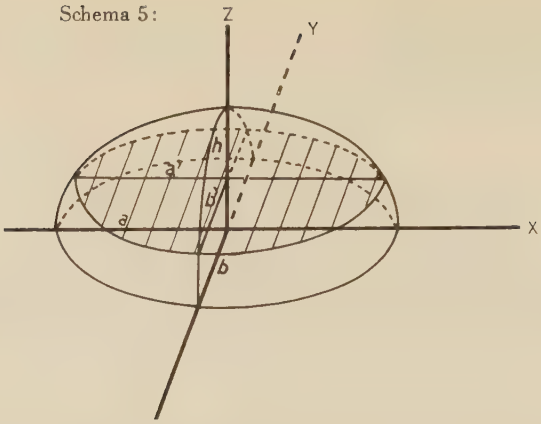
Daß die intrakortikale Schildbildung auch für die Wirkung von Bekämpfungsmitteln von Bedeutung ist, braucht im Rahmen dieser Untersuchungen nicht besonders betont zu werden. So wurde beispielsweise bei den in Nordbaden durchgeführten und daraufhin kontrollierten Winterspritzungen gegen die SJS festgestellt, daß die unter einem Moos-, Algen- oder Flechtenbelag intrakortikal angelegten Schilde die Wirkung der Mineralölspritzmittel fast völlig aufhoben. Neben einer direkten Fernhaltung des Mittels könnte auch eine Abscheidung gewisser Stoffe seitens der Algen und Flechten, die die Giftwirkung der Öle den Tieren gegenüber aufheben, von Einfluß gewesen sein.

Untersuchungen über die Volumenzunahme der SJS innerhalb der Entwicklung und ihr Zusammenhang mit der intrakortikalen Schildbildung

Während im vorhergehenden Abschnitt Zusammenhänge zwischen den intrakortikal gelegenen Schildteilen und der Volumenzunahme festgestellt wurden, so ist es Aufgabe dieser Untersuchungen, die Volumenzunahme der SJS während der einzelnen Schildstadien quantitativ zu bestimmen und ihre Beziehung zur intrakortikalen Schildbildung zu zeigen.

Die geringe Größe der SJS gestattete es nicht, ihr Volumen mit einer der zur Volumenbestimmung gebräuchlichen Methoden, z. B. der Überlaufmethode zu bestimmen. Man kann jedoch das Volumen der SJS auf Grund ihrer Form und ihres Querschnittes annähernd als ein Segment eines Rotationsellipsoides auffassen. Die Formel für das Volumen eines Rotationsellipsoidsegmentes ergibt ein theoretisches Volumen der SJS.

Schema 5:



Volumen eines Segmentes eines Rotationsellipsoides:

Rotationsellipsoidsegment durch Rotation um die x-Achse

Ellipsenformel:

$$(1) \quad \frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} = 1$$

$$(2) \quad \frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} + \frac{z^2}{b^2} = 1$$

Der Grundriß eines Segmentes ist eine Ellipse:

$$(3) \quad \frac{x^2}{a'^2} + \frac{y^2}{b'^2} = 1$$

Die Höhe des Segmentes ist $h = b - z$, folglich:

$$(4) \quad a' = \frac{a}{b} \sqrt{[h\,(2b-h)]} = \frac{a}{b} \sqrt{[b^2 - z^2]}$$

$$(5) \quad b' = \sqrt{[h\,(2b-h)]} = \sqrt{[b^2 - z^2]}$$

Der Flächeninhalt der Ellipse (3) ist:

$$(6) \quad F' = \pi\, a'\, b' = \pi \frac{a}{b}\, (b^2 - z^2)$$

und somit das Volumen des Segmentes:

$$(7) \quad V = \pi \frac{a}{b} \int_{(b-h)}^{b} (b^2 - z^2)\, dz = \frac{\pi a h^2}{3b}\, (3b-h)$$

oder wegen (4) und (5):

$$V = \frac{\pi}{6} h \quad (3a'\, b' + \frac{a'}{b'} h^2)$$

Als Material dienten frische, stark mit SJS befallene Zweige eines Apfelbaumes, auf denen fast alle Entwicklungsstadien gleichzeitig vorhanden waren. Um Ungenauigkeiten in der Volumenzunahme zu vermeiden, die durch ein längeres Halten der Zweige im Labor entstehen können, wurden die Messungen nach dem Einholen des Materials innerhalb von zwei Tagen durchgeführt. Die Längen- und Breitenmessungen erfolgten an den jeweils größten Stellen der Laus, ebenso die Höhenmessungen, die mit dem Horizontalmikroskop durchgeführt wurden.

Geprüft wurden Weiß-, Schwarz- und Grauschildstadien (L_1 — erw. Weibchen), wobei es sich bei beiden letzteren nur um weibliche Tiere handelte.

1. Innerhalb des Weißschildstadiums wird etwa am dritten Tag nach der Festsetzung der Tiere ein feiner Ring, der häufig intrakortikal liegt, angelegt. Von diesem Stadium wurde von 20 Tieren das Volumen bestimmt und als Weißschildstadium mit einem Zuwachsstreifen bezeichnet.

2. Nach dem in Punkt 1 beschriebenen Stadium erfolgt eine geringe Quellung innerhalb von zwei Tagen. Danach wird als erste Anlage des Schwarzschildes ein weiterer Zuwachsstreifen gebildet. Das Volumen von 20 Tieren dieses Stadiums, das als Schwarzschildstadium mit einem Zuwachsstreifen bezeichnet wurde, wurde ebenfalls bestimmt.

Weiterhin wurden von folgenden Stadien Volumenbestimmungen durchgeführt:

3. von 20 Tieren des Schwarzschildstadiums, kurz vor der ersten Häutung,

4. von 11 Tieren des Schwarzschildstadiums kurz nach der ersten Häutung, also als Zweitlarven,

5. wegen Materialmangels von nur 3 Tieren des Grauschildstadiums kurz vor der zweiten Häutung,

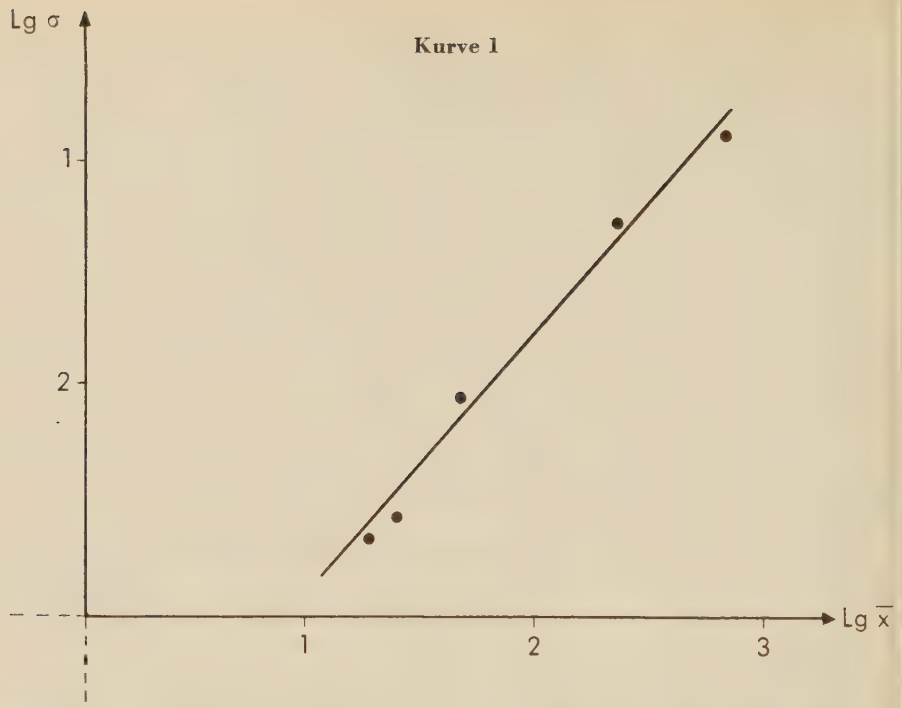
6. von 20 Tieren des Grauschildstadiums kurz nach der zweiten Häutung, also als erwachsene, aber noch nicht geschlechtsreife Weibchen.

Das Volumen der laufenden Jungtiere des ersten Larvenstadiums konnte nach der obenbeschriebenen Methode nicht bestimmt werden, da ihre Form nicht mit dem eines Rotationsellipsoides übereinstimmt. Wird nämlich das Volumen dieser Tiere nach obiger Methode ermittelt, so ergibt sich ein größeres Volumen als das der beiden nächstfolgenden Stadien. Vergleichende Gewichtsbestimmungen dieser drei Stadien ergaben aber je ein höheres Gewicht der beiden älteren Stadien als das der beweglichen Jungtiere.

Nach allgemeinen Entwicklungsdaten (Reh 1899, 1900, Lüdicke 1950) der SJS und eigenen Beobachtungen ist es möglich, das Volumen der untersuchten Stadien einem bestimmten Zeitpunkt innerhalb der Entwicklung zuzuordnen. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die untersuchten Stadien, den dazugehörigen Zeitpunkt in der Entwicklung und das Volumen:

Tabelle 2:

	Zeitpunkt i. d. Entwicklung	Volumen in μ^3
Weißschild mit 1 Zuwachsstreifen	2.— 3. Tag	591.552 μ^3 ± 15.288 μ^3
Schwarzschild mit 1 Zuwachsstreifen	3.— 5. Tag	720.720 μ^3 ± 20.280 μ^3
Schwarzschild kurz vor 1. Häutung	9.—10. Tag	1536.912 μ^3 ± 63.024 μ^3
Schwarzschild kurz nach 1. Häutung	12.—13. Tag	7630.272 μ^3 ± 527.032 μ^3
Grauschild kurz vor 2. Häutung	19.—20. Tag	9873.775 μ^3 ± 713.210 μ^3
Grauschild kurz nach 2. Häutung	20.—21. Tag	19230.432 μ^3 ± 955.032 μ^3

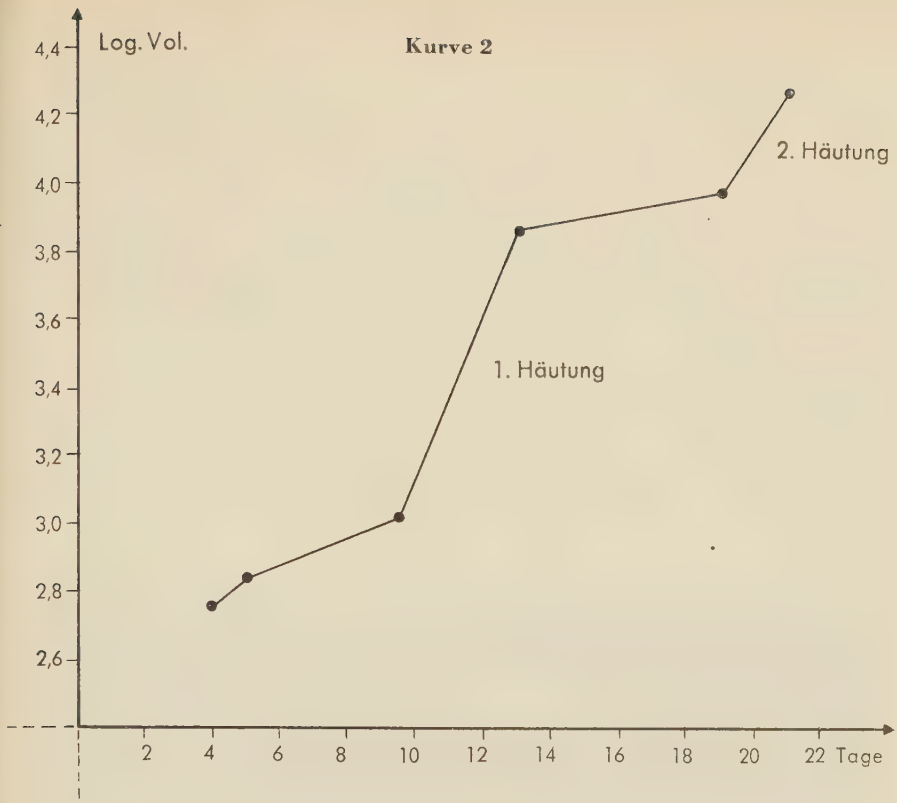


Bei der statistischen Auswertung der Daten ergab sich eine Proportionalität der Streuungen mit den Mittelwerten, d. h. die Volumenzunahme erfolgt in den Anfangsstadien gleichmäßiger als in den späteren (siehe Kurve 1). Trägt man die Streuung in Abhängigkeit vom Mittelwert in einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem auf, so ergibt sich für die Ausgleichsgerade (graphisch) ein Anstieg von etwa 52°, daraus erklärt sich eine annähernde Proportionalität für Mittelwert und Streuung (siehe Kurve 1).

Wenn man die Volumenzunahme in Abhängigkeit von der Entwicklungszeit graphisch darstellt, so ergibt sich eine Kure 2 (siehe S. 139), die zeigt, daß die Volumenzunahme bzw. die Quellung der Tiere rhythmisch bei dem Übergang vom Weiß- zum Schwarzschildstadium (L_1) bzw. bei den Häutungen verläuft. (Die Punkte der Kurve entsprechen den in Tabelle 2 angegebenen Entwicklungsstadien.)

Hinsichtlich der intrakortikalen Schildbildung ist ein Vergleich des Weißschildstadiums mit einem Zuwachsstreifen mit dem beginnenden Schwarzschildstadium mit einem Zuwachsstreifen interessant. Wie oben beschrieben, kann der Streifen des Weißschildstadiums intrakortikal gebaut sein. Da aber andererseits der Zuwachsstreifen des beginnenden Schwarzschildstadiums stets intrakortikal angelegt wird, muß zwischen diesen Stadien eine Volumenzunahme nachgewiesen werden können. Bei den ausgeführten Volumenbestimmungen war eine statistische Sicherung der Volumenzunahme möglich.

Der Vergleich zwischen den beiden Stadien wurde als Mittelwertsvergleich mit den zur Stabilisierung der Streuung zu Logarithmen transformierten Daten durchgeführt und ergab mit einem $t = 5.058$ bei 38 Freiheitsgraden und einem $P < 0.001$ einen signifikanten Unterschied.



Der offensichtliche Unterschied der anderen Daten des SJS-Volumens bedarf keiner statistischen Sicherung.

Nach der obigen Kurve 2 ist jeweils in der Zeit der langsamen Volumenzunahme, also vor der ersten Häutung und zwischen der ersten und zweiten Häutung, je ein weiterer intrakortikaler Schildstreifen zu erwarten. Dieses konnte experimentell im Fettstiftversuch (siehe Schema im Abschnitt über die intrakortikale Schildbildung) bestätigt werden.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Volumenzunahme der weiblichen SJS rhythmisch erfolgt und in einem engen Zusammenhang mit der intrakortikalen Schildbildung steht.

Die Weißschildbildung von SJS, die auf künstlichen Nährlösungen gehalten wurden

Material und Methode

Um die Schildbildung der SJS auf künstlichen Nährlösungen untersuchen zu können, mußte einmal eine in ihrer Zusammensetzung günstige Nährlösung, zum anderen eine sehr dünne, gegen die Nährflüssigkeit undurchlässige Membran hergestellt werden, die von den Tieren mit dem Rüssel durchbohrt werden

konnte. Endlich waren noch die Druckverhältnisse der Nährflüssigkeit zur Membran zu berücksichtigen.

Diese Anforderungen wurden weitgehend in folgender Versuchsanordnung erfüllt: Als Kulturschalen dienten Glasgefäße von 3 cm Länge, 2—2,5 cm Breite und 1,5 cm Höhe. Auf der in diesen Schalen enthaltenen Nährlösung — über deren Zusammensetzung weiter unten berichtet wird — schwammen Rähmchen aus Streichhölzern von 2 cm Länge und 1,5 cm Breite. Diese Streichholzrähmchen zeigten sich bezüglich der Druckverhältnisse Membran-Nährflüssigkeit im Gegensatz zu anderen verwendeten Holzarten, z. B. Sperrholz, als besonders günstig. Sie waren mit einer 20—25 μ dicken künstlichen Membran bespannt, die durch Lösen von UHU-Alleskleber (UHU-Werk H. und M. Fischer, Bühl/Baden) in Aceton, Ausstreichen der Lösung auf einer Glasplatte und Ausziehen derselben nach einer Trockenzeit von etwa 5 Minuten zu der gewünschten Dicke, erhalten wurden. Zur vollständigen Verdunstung des Acetons müssen die Rähmchen mit den Membranen, bevor sie in den Versuch genommen werden, mindestens 3 Tage bei Zimmertemperatur trocknen. Diese so gewonnenen Membranen erwiesen sich als dicht den Nährlösungen und als indifferent den Tieren gegenüber. Sie wurden von den Jungläusen leicht mit dem Rüssel durchbohrt und gestatteten dadurch ein Saugen an der Nährlösung.

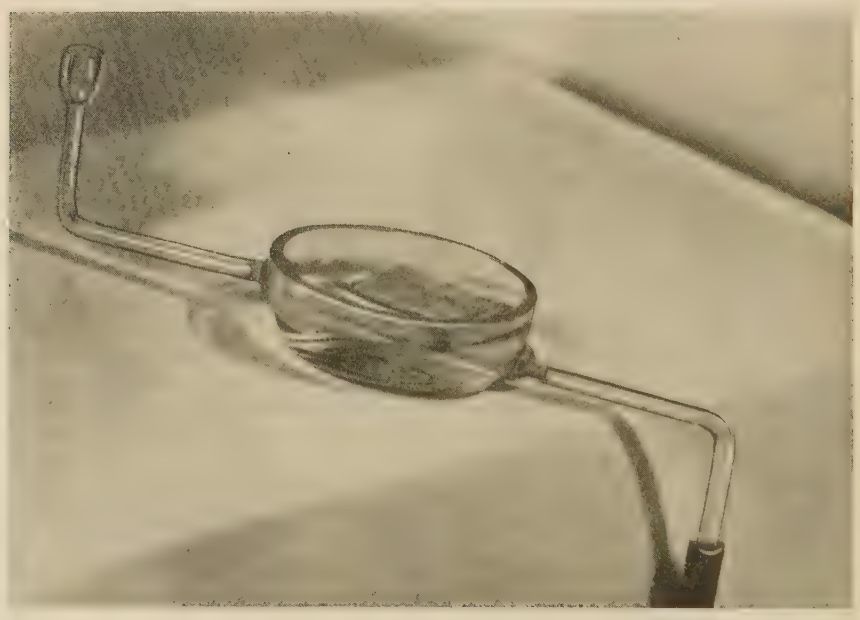


Abbildung 24

In Abbildung 24 wird ein einzelnes Kulturgefäß mit dem auf der Nährflüssigkeit schwimmenden Rähmchen und der Membran gezeigt. Der Ab- und Zufluß am Kulturgefäß gestattete ein ruhigeres und langsameres Nachfüllen der Nährlösung als bei direkter Zugabe in den mittleren Gefäßteil.

Die Weißschildbildung und ihre Beeinflussung durch der Nährlösung zugesetzte Chemikalien

Als Material dienten, wie bei den folgenden Versuchen, laufende Jungtiere der SJS, die von stark befallenen, ungespritzten Zweigen mittels eines feinen Pinsels auf die auf einer Nährflüssigkeit schwimmenden Membranen umgesetzt wurden. Nach der üblichen Zeit des Umherlaufens (12—24 Stunden) setzten sich die Jungtiere unter den normalen Festsetzungserscheinungen fest, indem sie Fühler und Beine unter den Körper einschlugen, durchbohrten die Membran mit dem Rüssel und saugten an der Nährlösung. Über die dabei aufgenommene Nahrungsmenge wird später berichtet, zunächst interessiert hier die Weißschildbildung auf künstlichen Nährlösungen.

Bei der Verwendung einer 5- bzw. 50%igen Saccharose-aq.dest.-Lösung als Nährflüssigkeit wurde bei den auf den Membranen festgesetzten Jungtieren nach 12 bis 36 Stunden eine Weißschildbildung festgestellt. Dabei wurden auf einer 50%igen Saccharose-Lösung mehr Weißschilde gebildet — 5,03 Schilde je Kulturschale, die 15 bis 20 festgesetzte Tiere enthielt — als auf einer 5%igen, auf der im Durchschnitt bei gleicher Tierzahl nur 2,0 Schilde beobachtet wurden. Diese in Kulturschalen erhaltenen Schilde waren von gleicher morphologischer Beschaffenheit wie die auf normalen Wirtspflanzen gebildeten. Wiederholt wurde bei den Kulturschalenversuchen jedoch beobachtet, daß die Tiere nach erfolgter Weißschildbildung den Rüssel wieder aktiv aus der Membran herauszogen, unter dem bereits gebildeten Schild hervorkrochen und sich an einer anderen Stelle wieder festsetzten, wo dann eine neue Weißschildbildung erfolgte. Auf Wirtspflanzen konnte dieses nur ein einziges Mal beobachtet werden, obwohl 200 Tiere daraufhin untersucht wurden.

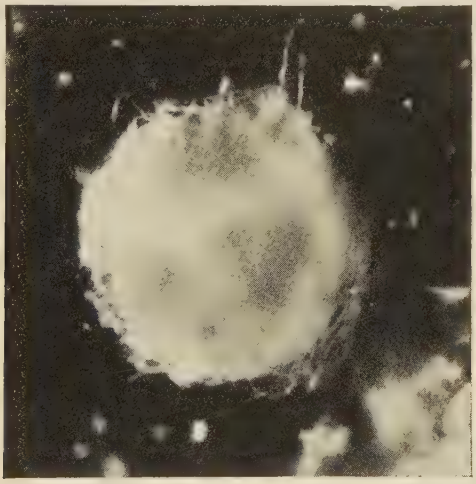


Abb. 25: Vergrößerung etwa 200fach

Abbildung 25 zeigt eine Junglaus, die auf einer 50%igen Saccharose-Lösung einen normalen Weißschild gebildet hat. Wie aus der Aufnahme zu ersehen ist, sind die abgeschiedenen Sekretfäden völlig zum Schild verklebt. (Das neben dem Schild liegende Gebilde ist eine Unebenheit in der Membran.)

Keine Weißschildbildung erfolgte bei der Verwendung von 50%igen Fruktose- bzw. Glukoselösungen als Nährflüssigkeit.

Eine Beeinflussung der Schildbildung beobachtete Lüdicke (1948) bei Behandlung von Zweigen mit gewissen Stoffwechselstimulantes, wie das „Tonophosphan" (Farbenfabriken Bayer Aktiengesellschaft, Leverkusen), welches das Trinatriumphosphat und das Natriumsalz der Dimethylamino-methylphenylphosphinigensäure enthält, ferner durch „Eserin" und auch durch das Insektizid „E 605" (Farbenfabriken Bayer Aktiengesellschaft Leverkusen) mit Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat als Wirkstoff. Das „E 605" f zeigt nach Lüdicke (1948) und Duspiva (1951) eine ähnliche stoffwechsel- bzw. reizphysiologische Wirkung, wie die anderen oben erwähnten Stoffe. Diese reizphysiologische Wirkung von „Eserin", „Tonophosphan", Hexaäthyltetraphosphat (Dubois und Mangun 1947) beruht auf einer Hemmung der Cholinesterase, durch die Acetylcholin rasch in Cholin und Essigsäure gespalten und damit als Reizstoff unwirksam wird. Eine Hemmung der Cholinesterase kann demnach eine Reizbarkeit und stärkere Drüsentätigkeit hervorrufen. Bei der SJS äußert sich diese (Lüdicke 1948) in einer anomalen Schildbildung, d. h. an Stelle des Schildes werden fast nur lockere Fäden abgeschieden. Wahrscheinlich liegt eine Störung der Bewegungskoordination und neben der Hemmung der Cholinesterase auch eine After-Exkretabscheidung vor, da die bei der anomalen Schildbildung abgeschiedenen Fäden nicht mehr zum Schild verklebt werden können.

Eine Beeinflussung der Weißschildbildung durch „Eserin" und „E 605" f konnte auch in Kulturschalenversuchen mit der SJS festgestellt werden. Gearbeitet wurde mit 1 % „Eserin" in einer 50%igen Saccharoselösung, ferner mit verschiedenen Konzentrationen des im Rahmen der Institutsarbeiten des Zoologischen Institutes Heidelberg hergestellten reinen Wirkstoffes des „E 605" f, des Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat (Lockau, Lüdicke und Weygand 1951). Für die Kulturschalenversuche wurde dieser reine Wirkstoff durch Ultraschall in aq. dest. emulgiert und in einer 50%igen Saccharoselösung verwendet. Bei den Versuchen mit „Eserin" und „E 605" f wurden keine Weißschilde, sondern nur lockere Fäden gebildet. In der folgenden Tabelle sind die Wirkstoffkonzentrationen angegeben, bei denen noch eine Weißschildbildung erfolgte bzw. nur lockere Fäden abgeschieden wurden.

Tabelle 3:

Wirkstoffkonzentrationen in einer 50%igen Saccharose-aq. dest.-Lösung	Schildbildung
0,01 %	Weißschildbildung
0,02 %	Lockere Fäden
0,04 %	Lockere Fäden
0,05 %	Lockere Fäden
0,1 %	Lockere Fäden

Als Vergleich wurde käufliches „E 605" f (1947) in der gleichen Versuchsanordnung geprüft. Hier fand eine Weißschildbildung bis zu einer Konzentration von 0,03 % Wirkstoff statt.

Die LD 50 für den in Wasser emulgierten reinen Wirkstoff lag für *Drosophila melanogaster* vg (vestigal) bei einer auf Filtrierpapier gegebenen Dosis von 0,1 ccm bei 0,00016 %. Dagegen betrug die LD 50 für das käufliche „E 605" f ebenfalls für *Drosophila melanogaster* vg bei der gleichen Dosis 0,00021 %.

Die oben beschriebene stoffwechselphysiologische Wirkung des „E 605" f, die eine Abscheidung lockerer Fäden an Stelle des Schildes bewirkt, kommt auf folgende Weise zustande: Da das „E 605" f, wenn auch nur geringfügig, in das Pflanzengewebe eindringt (Lüdicke 1949), ist anzunehmen, daß die Reizreaktion einmal durch eine direkte stoffwechselphysiologische Wirkung, zum anderen aber durch eine „indirekte" Wirkung über die Pflanze hervorgerufen wird. Diese indirekte Wirkung tritt dann auf, wenn die SJS den in die Pflanze eingedrungenen Wirkstoff mit dem Rüssel aufsaugt. Andererseits ist es aber auch möglich, daß der Wirkstoff in dem Zell- bzw. Siebröhrensaft solche Veränderungen verursacht, die dann die Reizerscheinungen bewirken.

Bei gewissen in der Nährlösung enthaltenen Wirkstoffkonzentrationen von „E 605" f bei Kulturschalenversuchen werden an Stelle des Weißschildes nur lockere Fäden gebildet. Wenn nun die in diesen Versuchen verwendeten Membranen für den Wirkstoff undurchlässig waren, so sind die beobachteten Reizerscheinungen allein auf den „indirekt", d. h. durch den Rüssel aufgenommenen Wirkstoff bzw. durch die durch den Wirkstoff veränderte Saccharoselösung zurückzuführen.

Um diese Frage zu klären, wurden die Membranen hinsichtlich ihrer Durchlässigkeit für den in Wasser emulgierten Wirkstoff in folgender Versuchsanordnung geprüft:

Ein mit einer Membran bespanntes Glasrohr war so in einem weiteren, eine Wirkstofflösung entsprechender Konzentration enthaltenden Gefäß befestigt, daß die Lösung etwas höher als die Membran stand. In das engere, mit der Membran bespannte Glasrohr wurden je 15 *Drosophila melanogaster* wild gegeben. Die Kontrollgläser enthielten an Stelle der Wirkstofflösung aq. dest. Dabei zeigte es sich, daß die Tiere in den mit Wirkstoff beschickten Gläsern genau so lange lebten wie die der Wasserkontrollen (siehe Tabelle 4). Damit war die Undurchlässigkeit der Membranen gegen den in Wasser emulgierten Wirkstoff erwiesen.

Tabelle 4:

Wirkstoffkonz.	Anzahl der lebenden Tiere nach 2 Tagen
0,1 %	14
0,1 %	11
0,1 %	7
0,1 %	9
Wasserkontrollen	
aq. dest.	11
aq. dest.	10

Weiterhin zeigt dieser Versuch, daß das „E 605" f zur Bekämpfung der SJS nicht unbedingt durch den Schild an das Tier herangebracht zu werden braucht, sondern daß eine indirekte Wirkung über die Wirtspflanze genügt, um eine Reizwirkung und bei stärkeren Konzentrationen eine Abtötung zu bewirken.

Die Abhängigkeit der Lebensdauer der SJS von der Zusammensetzung der Nährlösung

Die Zusammensetzung der Nährlösung beeinflußt nicht nur die Weißschildbildung, sondern auch die Lebensdauer der in Kulturschalen gehaltenen Tiere. Zur Ermittlung der Abhängigkeit der Lebensdauer von der Zusammensetzung der Nährlösung dienten Kulturschalenversuche, wobei jede Schale 30—40 festgesetzte Tiere enthielt. Als Lebensdauer wurde die Zeit von der Festsetzung auf der Membran an bis zum Tod der letzten Laus gerechnet. Auch bei Berücksichtigung der LD 50 als Lebensdauer ergaben sich ähnliche Werte wie bei der Tabelle 5. Gearbeitet wurde bei einer Durchschnittstemperatur von 21° C und einer relativen Feuchtigkeit von 47 %.

Auf Unterschiede hinsichtlich der Lebensdauer wurden folgende Stoffe geprüft:

1. Reine Saccharose (Firma E. Merck, Darmstadt) 5 bzw. 50 % in aq. dest.;
2. Aminosäuren:

   l (—) Tryptophan
   (Firma Hoffmann La Roche & Co. Ltd. Co., Basel)

   l Tyrosin
   (Firma E. Merck, Darmstadt)

   Cystein hydrochloricum
   (Firma E. Merck, Darmstadt).

Da Wehner (1929) 0,35 % stickstoffhaltige Substanz für den Siebröhrensaft der Rosaceae angibt, wurden für die Kulturschalenversuche 0,4 % der oben angeführten Aminosäuren in der Grundnährlösung (50 % Saccharose in aq. dest.) verwendet.

3. 1 % „Eserin" (Physostigminsalycilat, rein, Merck, Darmstadt) ebenfalls in der Grundnährlösung.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die verschiedene Lebensdauer der Jungläuse:

Tabelle 5:

Nährlösung	Mittlere Lebensdauer
50 % Saccharose	11.03 ± 1.63 Tage
5 % Saccharose	10.8 ± 1.32 Tage
Grundnährlösung von 50 % Saccharose	**Mittlere Lebensdauer**
+ 0,4 % Tryptophan	15.25 ± 2.11 Tage
+ 0,4 % Tyrosin	18.43 ± 1.46 Tage
+ 0,4 % Cystein	11.50 ± 3.57 Tage
+ 1,0 % „Eserin"	6.84 ± 0.85 Tage

Nach der statistischen Auswertung zeigen die unterschiedlichen Nährmedien einen signifikant verschiedenen Effekt bezüglich der Lebensdauer.

Einfache Varianzanalyse (Fisher 1950, Fisher a. Yates 1949):

1. Zwischenvarianz	145.5 mit 5 FG	$F = 5.35$ bei $n_1 = 5$ FG, $n_2 = 42$ FG
2. Binnenvarianz	27.21 mit 42 FG	$P < 0.001$

Zwischen der 5- und 50%igen Saccharose-Nährlösung besteht bezüglich der Lebensdauer kein signifikanter Unterschied.

Varianzanalyse 5/50 % Saccharose:

1. Zwischenvarianz	52.3 mit 1 FG	$F = 1.31$ bei $n_1 = 1$ FG, $n_2 = 18$ FG
2. Binnenvarianz	39.9 mit 18 FG	$P > 0.2$

Bei Zusatz von Tyrosin erhöht sich die Lebensdauer gegenüber der Grundnährlösung. Cystein und Tryptophan verursachen keine Verlängerung.

Statistische Auswertung:

1. Mittelwertsvergleich Grundnährlösung / Tyrosinzusatz

$s_{\bar{x}} = 2.435$ — $t = 3.039$ bei 20 FG

$\bar{x} = 7.40$ — $P < 0.001$

2. Mittelwertsvergleich Grundnährlösung / Tryptophanzusatz

$s_{\bar{x}} = 3.192$ — $t = 1.322$ bei 17 FG

$\bar{x} = 4.22$ — $P \sim 0.2$

3. Mittelwertsvergleich Grundnährlösung / Cystein

$s_{\bar{x}} = 3.423$ — $t = 0.173$ bei 17 FG

$\bar{x} = 0.47$ — $P > 0.8$

Nach diesen Versuchen beruht die Verlängerung der Lebensdauer wahrscheinlich auf dem Vorhandensein stickstoffhaltiger Substanzen in der Nährlösung. Arbeiten der Autoren Tóth, Wolsky und Bátori (1942) über die Stickstoffassimilation der Aphiden und Homopteren zeigen eine Verdoppelung des Stickstoffgehaltes gequetschter Tiere innerhalb von 5 bzw. 24 Stunden bei Zusatz von Oxalessigsäure. Die Autoren fassen diese Ergebnisse als Beweis einer Aminosäurebildung durch die Blattlausdarmsymbionten aus Luftstickstoff und Oxalessigsäure auf.

Kulturschalenversuche, die mit einer Nährlösung, die der von Tóth, Wolsky und Bátori verwendeten bis auf den Zusatz von Oxalessigdimethylester an Stelle von Oxalessigsäure, welche leider nicht zur Verfügung stand, entsprach, durchgeführt wurden, zeigten gegenüber Versuchen mit gleicher Nährlösung, aber ohne Oxalessigdimethylesterzusatz bezüglich der Lebensdauer keinen Unterschied.

Mittelwertsvergleich: Nährlösung nach Tóth, Wolsky und Bátori mit und ohne Oxalessigdimethylesterzusatz.

Mittlere Lebensdauer mit Oxalessigdimethylester

5.0 ± 1.48 Tage

Mittlere Lebensdauer ohne Oxalessigdimethylester

6.5 ± 0.89 Tage

$s_{\bar{x}} = 0.913$ $\quad t = 1.095$ bei 6 FG

$\bar{x} = 1.0$ $\quad P > 0.3$

Durch die Verwendung von Oxalessigdimethylester an Stelle von Oxalessigsäure lassen sich diese Untersuchungen nicht direkt zu den Versuchen von Tóth, Wolsky und Bátori in Beziehung setzen. Jedoch läßt sich wohl sagen, daß — die Anwesenheit von Darmsymbionten vorausgesetzt — der Oxalessigdimethylester nach Aufnahme durch den Rüssel auf eine etwaige Bindung von Luftstickstoff keinen Einfluß hat, und daß durch seine Anwesenheit wohl auch nicht solche Aminosäuren aufgebaut werden, die eine Verlängerung der Lebensdauer bewirken könnten.

Die Beziehungen der Nahrungsaufnahme zur Weißschildbildung

Durch Verfütterung von radioaktivem $Na_2H^{32}PO_4$ kann die von SJS, die in Kulturschalen gehalten werden, aufgenommene Nahrungsmenge sowie deren Zusammenhang mit der Weißschildbildung untersucht werden.

Das aktive $Na_2H^{32}PO_4$ bzw. die Phosphorsäure $H_3P^{32}O_4$ wurde nach Gmelin-Kraut (1911) aus aktivem rotem Phosphor nach der Gleichung:

$$3\,{}^{32}P + 5\,HNO_3 + 2\,H_2O > 3\,H_3\,{}^{32}PO_4 + 5\,NO$$

hergestellt. Nach der Neutralisation mit Na_2CO_3 kristallisierte das aktive $Na_2H^{32}PO_4$ aus der eingedampften Lösung aus.

Bei den Versuchen diente eine 50%ige Saccharose-Lösung, die 3 % $Na_2H^{32}PO_4$ enthielt, als Nährflüssigkeit. Die auf den Membranen festgesetzten Jungläuse wurden nach verschiedenen Zeiten vorsichtig abpräpariert, indem der Rüssel kurz unterhalb des Schlundgerüstes abgeschnitten wurde. Danach wurden die Tiere bzw. die von ihnen gebildeten Weißschilde mit dem Geiger-Müller-Zähler auf ihre radioaktive Strahlung hin untersucht.

Im ersten Versuch sollte festgestellt werden, wann eine Nahrungsaufnahme der festgesetzten Jungtiere erfolgt. Dafür wurden 3 Proben von je 20 Tieren, die sich vor 24 Stunden auf der Membran festgesetzt, aber noch keinen Weißschild gebildet hatten, abpräpariert und auf ihre Aktivität hin geprüft. Einzel- sowie Gesamtmessungen der Proben zeigten keine Aktivität, was darauf schließen läßt, daß in den ersten 24 Stunden nach der Festsetzung noch keine Nahrungsaufnahme erfolgt. Gleichzeitig zeigt dieser Versuch die Undurchlässigkeit der verwendeten Membranen für das $Na_2H^{32}PO_4$.

Im zweiten Versuch wurden Tiere verwendet, die 36 Stunden nach der Festsetzung Weißschilde bzw. lockere Sekretfäden gebildet hatten. Die Weißschilde wurden später getrennt von den Tieren untersucht (siehe Versuch 3). Die Messungen mit dem Geiger-Müller-Zählrohr erfolgten unter den gleichen Versuchsbedingungen wie Abstand, Größe des Zählrohrfensters wie bei dem vorhergehenden Versuch; ebenso war die Geometrie des Zahlrohres die gleiche wie bei Versuch 1. Aus Materialmangel konnten allerdings nur 12 Tiere auf ihre Strahlung hin geprüft werden. Diese strahlten jedoch 3.03 Teilchen pro Minute, wobei dieser Mittelwert aus insgesamt 48 Messungen erhalten wurde. In bezug auf Versuch 1 besagt dies, daß eine Nahrungsaufnahme erst ungefähr 24 Stunden nach der Festsetzung erfolgt bei gleichzeitiger Schild- und Fadenbildung. Die

Menge der aufgenommenen Nährlösung errechnet sich in diesem Fall aus der Strahlungsintensität der Nährflüssigkeit einerseits und der Strahlung der Tiere, d. h. der von ihnen aufgenommenen Nahrungsmenge andererseits. Da 0,01 ccm der Lösung $4125 \cdot 10^3$ Teilchen/Minute strahlten, ergibt sich für die aufgenommene Nahrungsmenge eines Tieres $0.693 \cdot 10^{-7}$ ccm. Bezogen auf das Volumen des Tieres, das nach den Messungen in Teil 8 dieser Arbeit im Durchschnitt $575.8 \cdot 10^3\ \mu^3$ beträgt, läßt diese Menge an aufgenommener Nahrung darauf schließen, daß der Magendarmtraktus und die Speichelpumpe der SJS in diesem Stadium etwa 12 % des Volumens des ganzen Tieres ausmacht, wenn man von dem bereits in die Leibeshöhle diffundierten oder in die Gewebe eingebauten $Na_2H^{32}PO_4$ absieht. Dieser Fehler dürfte aber nicht so groß sein, da in den von diesen Tieren abgeschiedenen Sekret- und Exkretprodukten kein aktiver Phosphor festzustellen war bzw. so wenig, daß sein Nachweis mit dem Geiger-Müller-Zähler nicht mehr gelang (Versuch 3).

Weitere Versuche mit längerer Saugdauer konnten nicht durchgeführt werden, da die Tiere durch den relativ hohen Gehalt an $Na_2H^{32}PO_4$ so geschädigt wurden, daß sie nach der Schildbildung starben. Andererseits würde eine Verminderung des Prozentgehaltes an aktivem $Na_2H^{32}PO_4$ die Strahlungsintensität der Lösung so weit herabsetzen, daß es größerer aufgenommener Nahrungsmengen bedürfen würde, um überhaupt einen Nachweis zu erlangen.

Die Beeinflussung des Wachstums von Kressewurzeln durch den Speichel der SJS

Wenn es auch nicht direkt in das Thema dieser Arbeit fällt, so war es doch interessant, die Einwirkung des SJS-Speichels auf das Wachstum von Kressewurzeln zu untersuchen. Schon makroskopisch sind an den von SJS befallenen Pflanzen Eindellungen zu erkennen, was darauf schließen läßt, daß die SJS Speichelstoffe neben der Saugwirkung in die Pflanze abgibt, die eine Wachstumsbeeinflussung in positiver oder negativer Richtung bewirken. Solche wachstumsfördernden und wachstumshemmenden Stoffe konnten in dem Kressetest nach Moewus (1949) erfaßt werden.

Kloft (1950, 1951) verwendete zur Untersuchung der Wirkung der SJS auf das Wachstum von Pflanzen im Kressetest Filtrate von zerriebenen und extrahierten SJS. Das Stammfiltrat, das er als Konzentration 1 bezeichnete, verdünnte er laufend in der Zehnerpotenz. Bei der Austestung der Extrakte von Jungläusen (1. und 2. Larvenstadium) erhielt Kloft eine Kurve, die eine wachstumsfördernde Wirkung in der stärksten Konzentration und in der größten Verdünnung (10^{-8}) zeigte. Eine Wachstumshemmung lag im mittleren Bereich ($1—10^{-7}$) vor. Die Kurve, die Kloft aus Extrakten von weiblichen Imagines erhielt, zeigte im konzentrierten Bereich ($10^{-1}—10^{-4}$) eine Hemmung, im mittleren Bereich ($10^{-5}—10^{-7}$) eine Förderung und bei weiterer Verdünnung wieder eine Hemmung. Die von Kloft beschriebenen Versuche wurden zunächst wiederholt. Bei einem entsprechenden Versuch mit 10 Imagines ergab sich eine Wachstumshemmung der Kressewurzeln von 8 % bei der Konzentration 1. Von der Konzentration 10^{-1} bis 10^{-8} lagen die Versuchswerte innerhalb der Fehlerbreite der Wasserkontrollen. Bei der Austestung der Extrakte von 10 Erstlarven wurde eine 3%ige Hemmung bei der Konzentration 1 beobachtet. Die Werte der weiteren Verdünnungen unterschieden sich nicht von denen der Wasserkontrollen. Im Gegensatz zu Kloft konnten keine Kurven erhalten werden, die eine Aussage bezüglich der Beeinflussung des Pflanzenwachstums durch SJS-Extrakte erlauben. Da

außerdem bei der von Kloft angewendeten Methodik angenommen werden muß, daß neben den Speichelstoffen der SJS auch andere in den Läusen enthaltene wachstumsbeeinflussende Substanzen im Kressetest erfaßt wurden, dürfen die von Kloft erhaltenen Kurven wohl kaum als charakteristisch für die Wirkung des SJS-Speichels angesehen werden.

Mit Hilfe der neuen, oben beschriebenen Methode zum Halten der SJS in Kulturschalen war eine Möglichkeit gegeben, den SJS-Speichel in einer Nährlösung bekannter Konzentration und Zusammensetzung (50 bzw. 5% Saccharose in aq. dest.) zu erhalten. Die Saugdauer der Tiere auf den Membranen in den Kulturschalen betrug nur 23—24 Stunden, da eine längere Saugdauer zu einer starken Verpilzung der Lösungen führte und die Wirkung des Speichels auf die Kressewurzeln dadurch zu stark überdeckt wurde.

Mit dieser Methode der Speichelgewinnung können im Kressetest keine quantitativen, sondern nur qualitative Aussagen gemacht werden; denn einmal ist die Zahl der saugenden bzw. speichelabsondernden Tiere in den Kulturschalen nie genau festzulegen, zum anderen geben die Tiere je nach ihrem physiologischen Zustand, Zugehörigkeit zu einer Generation und der Umgebungstemperatur verschiedene Speichelmengen in der gleichen Zeit ab. Deshalb lassen sich die Kurven zeitlich verschiedener Versuche nicht untereinander vergleichen; ebenso ist es nicht möglich, eine Standardkurve aufzustellen. Nur der grobe Verlauf verschiedener Kurven kann einen gewissen Aufschluß geben. Außerdem ist bei dieser Methode der Speichelgewinnung gewährleistet, daß im Kressetest nur die Speichelstoffe bzw. die durch sie entstandenen Abbauprodukte erfaßt werden. Allerdings mußte hier der Speichel zusammen mit einem Stoff — hier Saccharose — getestet werden, der allein schon das Wachstum der Kressewurzeln beeinflußt. Es ergibt sich also die Frage, ob die erhaltenen Versuchswerte auf die Saccharosekontrollen, die unter genau den gleichen Versuchsbedingungen nur ohne Tiere gehalten wurden, oder auf die gleichzeitig getesteten Wasserkontrollen zu beziehen sind. Eine Kompromißlösung, wenn auch keine ideale, wurde insofern gefunden, als die Versuchswerte auf die Wasser- und Saccharosekontrollen gemeinsam bezogen wurden.

Mit Jungläusen der Wintergeneration 1950 wurden insgesamt 7 Kresseteste, wobei jede Konzentration zweifach getestet wurde, durchgeführt. Dabei war der grobe Kurvenverlauf immer der gleiche: eine Hemmung im konzentrierten Bereich (Verdünnung 1:10 bis 1:20 bezogen auf Saccharose) und eine Förderung im verdünnteren (bis 1:100). Eine der erhaltenen Kurven sei hier angeführt (Seite 150).

Diese erhaltenen Kurven stehen im Gegensatz zu den von Kloft getesteten Kurven der Larvenextrakte. Die Beeinflussung der Kressewurzeln geschieht nicht, wie Kloft angibt, über mehrere Zehnerpotenzen, sondern nur über einen sehr kleinen Bereich, etwa über eine Zehnerpotenz. Ferner war keine Förderung bei hohen Konzentrationen, sondern lediglich eine Hemmung festzustellen.

Da die Förderungen bei den Kressetesten mit den Tieren der Wintergeneration 1950 und dem Saatgut 1949 meist sehr niedrig lagen, wurden zu ihrer Sicherung weitere Versuche mit den Jungtieren der Sommergeneration 1951 und dem Saatgut 1950 durchgeführt. Dieses Saatgut 1950 zeigt im Gegensatz zu dem von 1949 eine raschere Wachstumskurve (Moewus, F., Moewus, L. und H. Skwarra 1952). Die Versuchszeit des Kressetestes wurde deshalb von 20 auf 4 Stunden herabgesetzt, da dann der stündliche Zuwachs größer als nach der üblichen Versuchszeit von 20 Stunden war und deshalb besser erfaßt werden

Tabelle 5: Versuchswerte zu Kurve 3.

Lösung	Zuwachswerte der 10 Kressewurzeln in mm										Mittelwert des Zuwachses	Hemmung (—) u. Förderung (+) in % bezogen auf Wasserkontrollen	Hemmung (—) u. Förderung (+) in % bezogen auf Saccharosekontrollen
aqua dest.	22	20	21	22	22	19	21	21	22	21	21.1		
aqua dest.	19	21	23	23	19	22	20	21	21	22	21.1		
Saccharose-kontrollen													
1:10	18	18	21	22	24	23	24	20	22	22	21.4		
1:10	22	18	22	22	23	20	19	19	20	-	20.7		
1:20	22	22	24	22	19	22	23	24	23	21	22.2		
1:20	22	21	20	24	20	23	24	23	—	—	22.1		
Versuchs-lösung													
1:10	1	1	2	3	2	2	1	1	2	1	1.8	} 93,2	— 97,3
1:10	1	1	1	3	1	2	2	2	2	2	1.7		
1:20	22	23	24	23	23	22	21	22	22	25	22.7	} + 5,4	+ 5,75
1:20	22	22	24	24	21	22	21	20	21	22	21.8		
1:50	22	23	22	20	24	18	22	20	20	20	21.4	+ 1,0	+ 1,5
1:100	23	20	22	22	20	20	19	21	18	22	20.8	} — 2,0	1,5
1:100	19	19	19	23	21	19	23	21	22	22	20.7		

Saatgut 1949. Saugdauer von 60 Tieren: 24 Stunden.
Versuchstemperatur: 25,8° C.
Versuchsdauer: 20 Stunden.
Stündlicher Zuwachs der Wasserkontrollen: 1,05 mm.

konnte. Nach dieser verkürzten Versuchszeit ergab sich eine Wachstumsförderung im verdünnteren Bereich, die auch statistisch gesichert werden konnte.

Durchführung als zweifache Varianzanalyse
(5 Wiederholungen der zwei Versuche)

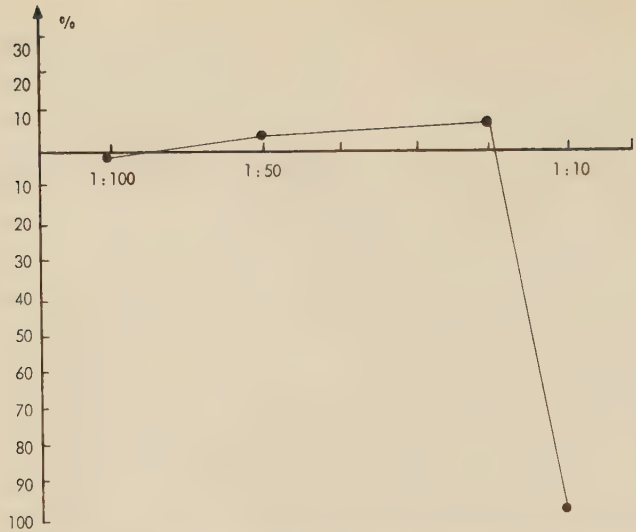
$$F = 7.41 \quad \text{bei} \quad n_1 = 1 \text{ FG}$$

$$P < 0.01$$

$$n_2 = 90 \text{ FG}$$

Zusammenfassend läßt sich über die Wirkung des SJS-Speichels auf das Wachstum von Kressewurzeln folgendes feststellen:

Bei starken Konzentrationen tritt eine Wachstumshemmung, bei verdünnteren Konzentrationen eine Wachstumsförderung auf. Diese Wachstumsbeeinflussung erstreckt sich über einen kleinen Bereich, etwa eine Zehnerpotenz. Über



Kurve 3

Die Hemmung (—) und die Förderung (+) sind in Prozenten aufgetragen.

die Art der Speichelstoffe lassen sich aus den erhaltenen Kurven keine genauen Angaben machen, jedoch stehen folgende Möglichkeiten zur Diskussion:

1. Der Stoff ist ein reiner Wuchsstoff, da er in starken Konzentrationen hemmt, in verdünnteren dagegen fördert.
2. Die Kurven entstanden durch verschiedene, gleichzeitig vorhandene Stoffe, die teils hemmend, teils fördernd wirkten.
3. Der Speichel wirkt abbauend auf die in der Nährlösung vorhandene Saccharose ein, und das so entstandene Abbauprodukt ergab bei der Austestung diese Kurven.

Zusammenfassung

Der Schild der SJS setzt sich aus folgenden Komponenten zusammen:

1. aus lockeren, verschieden breiten, bandförmigen, von Sekretdrüsen abgeschiedenen Fäden. Die breiteren Sekretfäden zeigen ein gegen den Elektronenstrahl instabiles Mittelstück und eine periphere Hülle, die eine deutliche Längsstruktur aufweist. Alle Fäden sind gegen organische Lösungsmittel stabil, werden aber durch Säuren, Laugen und das Insektizid „E 605" f verändert (Quellung);
2. aus einem flüssig aus dem After — zum Teil aus den Rektaldrüsen — stammenden, rasch erhärtenden Sekret bzw. Exkret, das zur Verklebung der vorher gebildeten Fäden dient und während des Schildbaues wahrscheinlich unterschiedliche Konsistenzen besitzt;
3. aus einer bzw. mehreren mit in den Schild eingebauten Larvenhäuten und einem zur Verklebung derselben dienenden, von dorsalen Drüsen abgeschiedenen, weißen Sekret;
4. aus den ventral abgeschiedenen Fäden des Bauchschildes;
5. aus abgeschiedenen Epidermisteilen der Wirtspflanze, die durch die intrakortikale Schildbildung auf den Schild aufgelagert werden.

Der im Gegensatz zum Weibchen mehr längliche Schild des Männchens kommt durch eine geringere Drehung des Tieres bzw. durch einen kleineren umsponnenen Winkel zustande.

Temperatur, Generationszugehörigkeit und Ernährungseinflüsse bestimmen die Variationsbreite und die Korrelation der Längen und Breiten der männlichen Schilde.

Die Farbtypenverteilung der Schwarzschilde des ersten Larvenstadiums ist an unterschiedlichen Pflanzenteilen und Sorten verschieden und hauptsächlich ernährungsbedingt.

Die intrakortikale Lage der Schilde hängt weitgehend von der Beschaffenheit der Epidermis der Wirtspflanze ab. Bei den Weibchen und Männchen besteht im ersten und zweiten Larvenstadium ein Zusammenhang zwischen der Volumenzunahme und den intra- bzw. suprakortikal angelegten Schildzonen. Die Volumenzunahme erfolgt innerhalb der Entwicklung rhythmisch bei den Häutungen bzw. den einzelnen Schildstadien und verläuft zu Beginn der Entwicklung gleichmäßiger als später.

Der Darmkanal der weiblichen Zweitlarven ist nicht durchgängig. Der Mitteldarm fehlt. Der mit Drüsenzellen ausgekleidete Magen ist scharf gegen die Malpighischen Gefäße und den Darm abgegrenzt. Die Nahrungsstoffe können also nur durch Diffusion aus dem Magen in die Leibeshöhle, von dort in die Malpighischen Gefäße bzw. in den Darm, oder vom Magen direkt in die an ihn sich eng anlegenden Malpighischen Gefäße bzw. den Darm und dann zur Ausscheidung gelangen. Beim geschlechtsreifen Weibchen findet ebenso wie beim Männchen eine Resorption des gesamten Magen-Darm-Kanals statt.

Die paarigen, englumigen Malpighischen Gefäße stehen durch eine aus Drüsenzellen bestehende, gemeinsame Übergangszone, deren Lumen meist mit Sekret angefüllt ist, mit dem englumigen Darm in Verbindung, der sich kurz vor der Ausmündung im After zum Rektum erweitert.

Das zum Schildbau verwendete, aus dem After abgeschiedene Sekret bzw. Exkret stammt also aus den Malpighischen Gefäßen bzw. dem Darm als exkretorischem und einem sekretorischen Anteil, der von den in das Rektum einmündenden Rektaldrüsen abgegeben wird.

Die Weißschildbildung wird bei den — nach einer neu erarbeiteten Methode — in Kulturschalen gehaltenen Jungläusen durch die Zusammensetzung der Nährlösung beeinflußt.

Eine normale Weißschildbildung findet bei der Verwendung einer 5- bzw. 50%igen Saccharose-aq. dest.-Lösung als Nährflüssigkeit statt. Auf der 50%igen Saccharoselösung bilden durchschnittlich mehr Tiere einen Weißschild.

1 % „Eserin“ bzw. 0,02—0,1 % Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat in der Grundnährlösung (50 % Saccharose) bewirken eine Bildung lockerer Fäden an Stelle des Weißschildes. Das Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat hatte eine LD 50 für *Drosophila melanogaster* vg (vestigial) von 0,00016 %.

Auf Grund der Kulturschalenversuche würde eine Aufnahme des in die Wirtspflanze eingedrungenen Wirkstoffes von „E 605“ f, dem Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat, durch den Rüssel des Parasiten genügen, um die charakteristischen Reizerscheinungen und bei höheren Konzentrationen eine Abtötung des Parasiten hervorzurufen.

Mit radioaktivem Phosphor in Form von $Na_2H^{32}PO_4$ in Kulturschalen gefütterte Erstlarven der SJS zeigen ab 24 Stunden nach erfolgter Festsetzung bei

gleichzeitiger Schildbildung eine Nahrungsaufnahme. Die aufgenommene Nahrungsmenge entspricht etwa 12 % des Tiervolumens. In den Schildausscheidungen der Tiere konnte auch nach 36stündiger Saugdauer kein radioaktiver Phosphor nachgewiesen werden.

Die Lebensdauer der in Kulturschalen gehaltenen Jungtiere der SJS wird durch der Grundnährlösung (50 % Saccharose) zugesetzte Chemikalien beeinflußt.

Bei der Verwendung einer 5- bzw. 50%igen Saccharoselösung besteht kein Unterschied bezüglich der Lebensdauer.

Eine Verlängerung der Lebensdauer gegenüber den auf der Grundnährlösung gehaltenen Tieren erfolgt bei Zusatz von Tyrosin (0,4 %), keine Verlängerung bei Tryptophan- oder Cysteinzusatz (je 0,4 %).

Der Oxaldimethylessigester hat wahrscheinlich auf die Bindung von Luftstickstoff bei Anwesenheit von Darmsymbionten keinen Einfluß. Durch sein Vorhandensein werden wohl auch nicht solche Aminosäuren aufgebaut, die eine Verlängerung der Lebensdauer der SJS bewirken könnten.

Der SJS-Speichel beeinflußt das Wachstum von Pflanzen. Er wirkt in starken Konzentrationen auf Kressewurzeln wachstumshemmend, in weiteren Verdünnungen innerhalb einer und einer halben Zehnerpotenz wachstumsfördernd.

Literaturverzeichnis

Berlese, A.:
Intorno alle Coccinigliе degli agrumi e al modo di combatterle. Riv. Patol. veg. *1*, Padova, 1892.

— Le Coccinigliе italiane viventi sugli agrumi. Parte 1. *Dactylopius*. Riv. Patol. veg. *2*, 1894.

— Le Coccinigliе italiane viventi sugli agrumi, Parte 2. *Lecanium*. Riv. Patol. veg., *3*, 1894.
Le Coccinigliе italiane viventi sugli agrumi. Parte 3. *Diaspiti*., Riv. Patol. veg., *4* und *5*, 1896, No. 1—4 (zitiert nach Pflugfelder).

Borries, v. B.:
Die Übermikroskopie. Verlag Editio Cantor Aulendorf/Württ., 1949.

Childs, L.:
The anatomy of the Diaspine Scale insect *Epidiaspis piricola*. Ann. ent. Soc. Amer. *7*, 1914, S. 47—57.

Dinther, van, Ir. I-B. M.:
Morphologie und Biologie der Schildlaus *Chionaspis salicis* L. Tijdschrift over Plantenziekten. *56*, 1950, Mai—Juni.

Dubois, K. P. and Geo. H. Mangun:
Effect of Hexaaethyltetraphosphate on Cholinesterase in vitro and in vivo. Prov. Soc. Exptl. Biol. med. *64*, 1947, S. 137—139.

Dujardin, F.:
Mémoire sur les Dorthesia et sur les Coccus général, comme devant former un ordre particulier dans la classe des insectes. C. R. Ac. Sci. Paris *34*, 1852.

Duspiva, F.:
Über die Wirkung einiger organischer Phosphorsäureverbindungen mit insektiziden Eigenschaften auf die Cholinesterase. Mitt. Biol. Zentralanstalt, Berlin-Dahlem, Heft 70, Febr. 1951.

Enser, K.:
Histologische Untersuchungen über den Saugstich von *Aspidiotus perniciosus* Comst. Mitt. Biol. Reichsanstalt, *65*, 1941, S. 96—98.

Fisher, R. A.:
Statistical Methods for Research Workers. Oliver and Boyd, London 1950.

Fisher, R. A. and F. Yates:
Statistical tables for Research Workers. Oliver and Boyd, London 1949.

Gmelin, H. und Kraut, F.:
Handbuch der anorganischen Chemie, Bd. 1, Abt. 3, Heidelberg, 1927. Na. Bd., S. 895.

Goethe, R.:
Beobachtungen über Schildläuse und deren Feinde, angestellt an Obstbäumen und Reben im Rheingau. Jb. Nassau. Ver. Naturk., Jahrgang 35, 1882, S. 107—131.

Hamilton, M.:
Feeding of *Mycus persicae*. Ann. appl. Biol. 17, 1930 (zitiert nach Lindemann).

— Further Experiments of the artificial feeding of *Mycus persicae*. Ann. appl. Biol. 22, 1934 (zitiert nach Lindemann).

Howard, L. O., and C. A. Marlatt:
The San José Scale, its occurence in the United States, with a full account of its life history and the remedies to be used against it. Bull. U. S. Dept. Agric. Div. Entom. N. S. Bull. No. 3, 1896, S. 80.

Kloft, W.:
Vergleichende Untersuchungen an einigen Cocciden und Aphiden. Verh. d. Deutschen Zool. Gesellschaft in Marburg, 1950. S. 290—296.

— Insekten steuern das Wachsen von Pflanzen. Umschau 51. 1951, S. 40—42.

— Über die Einwirkungen einiger bienenwirtschaftlich wichtiger Rindenläuse auf das Pflanzenwachstum. Zeitschrift für Bienenforschung 1. Heft 4. 1951, S. 56—62.

Kochs, J.:
Beiträge zur Einwirkung der Schildläuse auf das Pflanzengewebe. Jahrb. Hamb. wiss. Anst., Jahrg. 17, Beiheft 3. Mitt. bot. Mus. Hamburg. 1900, S. 279—294.

Krause, G.:
Erkennung der San José-Schildlaus und anderer Deckelschildläuse auf einheimischem und importiertem Obst. Zeitschrift für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, Jahrg. 1. (45). Sonderheft 1. 1950, S. 1—36.

Leonhardt, H.:
Beiträge zur Kenntnis der Lachniden, der wichtigsten Tannenhonigerzeuger. Z. angew. Ent. 27. Heft 2. 1940, S. 208—272.

Leuckart, R.:
„Insekten" in Wagner's „Lehrbuch der Zoologie", 2. Teil. Prag. 1847 (Anatomie der Wirbellosen), S. 71.

Leydig, F.:
Zur Anatomie von *Coccus hesperidum*. Z. wiss. Zool. 5. 1853, S. 1—12.

Lindemann, Chr.:
Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vergl. Physiol. 31. 1948, S. 112—123.

List, J. H.:
Orthezia cataphracta. Z. wiss. Zool. 45. 1886 und Arbeiten zool. Inst., Graz. 1. 1887.

Lockau, S., Lüdicke, M., und Weygand, F.:
Darstellung von radioaktiven Diäthyl-p-nitrophenyl-monothiophosphat und Beispiele seiner biologischen Anwendung. Naturw. Jahrg. 38, Heft 15. 1951. S. 350.

Lübbock, J.:.
On the digestiv and nervous Systems of *Coccus hesperidum*. Proc. R. Soc. London 9. 1858.

— On the digestive and nervous Systems of *Coccus hesperidum*. Ann. nat. Hist., (3), 3. 1859.

Lüdicke, M.:
Über Reizreaktionen der San José-Schildlaus (*Aspidiotus perniciosus* Comst.). Verh. d. deutschen Zoologen in Kiel 1948 (1949). Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig K.G., Leipzig. S. 122—126.

— Über das Eindringungsvermögen des Insektizides „E 605" f in lebende pflanzliche Gewebe. Z. Pflanzenkrankh. 56. Heft 1/2, 1949, S. 31—36.

— Weitere Untersuchungen über das Eindringungsvermögen des Insektizides „E 605" f in lebende pflanzliche Gewebe. Anz. f. Schädlingsk., Jahrg. 22, Heft 4, April 1949, S. 58—62.

— Über biologische Besonderheiten der San José-Schildlaus im Zusammenhang mit Phosphorsäureestern. Höfchen-Briefe für Wissenschaft und Praxis. Veröffentlichungen der Farbenfabriken Bayer AG, Pflanzenschutzabteilung, Leverkusen, Heft 2. 1950, S. 17—32.

Mahl, H.:
Über die Erzeugung und Ablösung dünner Oberflächenfilme im Hinblick auf das Abdruckverfahren. Korros. u. Metallschutz, *20.* S. 225—228, 1944 (weitere Literatur siehe dort).

— Die elektrodenmikroskopische Untersuchung von Oberflächen. Erg. exakt. Naturw., 1945. *21.* S. 262—312.

Mahl, H., und Gölz, E.:
Elektronenmikroskopie. VEB. Bibliographisches Institut Leipzig, 1951.

Marlatt, C. L.:
The San José Scale or Chinese Scale. U.S. Departement Agric. Div. Entom. Bull. No. 62, 1906, S, 89.

Mark, E. L.:
Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse, insbesondere der Cocciden. Arch. mikr. Anat. *13.* 1877, S. 31—86.

May, W.:
Über das Ventralschild der Diaspinen. Jahrb. Hamburg wiss. Anst. 16. Mitt. nat. Mus. Hamburg. Jahrgang 16, 1899, S. 143—147.

Melis, A.:
Contributic alla conoszenza dell'*Aspidiotus perniciosus* Comst. Redia, Giornale di Entomologia *29,* Firenze 1943 and ebenda *32,* 1947. S. 1—170.

Morstadt, H.:
Untersuchungen an den Arten der austernförmigen Schildlaus *Diaspis fallax.* Zentralblatt Bact. 2. *21.* S. 349—365 u. 408—424.

Moewus, F.:
Gebundener und freier Wuchsstoff in der Kartoffelknolle. Z. Naturforsch. 3b. 1948. S. 135—136.

— Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kressewurzel. Biol. Zbl. *68.* 1949. S. 58—72.

— Der Kressewurzeltest, ein neuer quantitativer Wuchsstofftest. Biol. Zbl. *68.* 1949, S. 118—133.

Moewus, F., Moewus, L., und Skwarra, H.:
Nachweis von zwei Wuchsstoffen im Samen und in den Wurzeln der Kresse *(Lepidium sativum).* Planta *40.* 3, Januar 1952.

Népveu, P.:
Les différences de pouvois parasitaire du pou de San José *(Quadraspidiotus perniciosus* Comst.). Coccide selon les vegetaux. C. R. Acad. Sci. 216 no. 18, 2refs, Paris 1943, S. 612—614.

Pesson, P.:
Contribution à l'étude du tube digestivedes Coccides II. Lecanineus. Bull. biol. France-Belg. *69.* 1935, S. 137—152.

— Contribution à l'étude morphologique et fonctionelle de la tete, de l'appareil buccal et du tube digestive des femelles de Coccides. Ministre de l'Agric. et du Ravitaillement Monographies. 199, 1944. S. 12—21.

Pflugfelder, F. O.:
Coccina in Bronn's Klassen und Ordnungen, *5.* Bd. Arthropoda 3. Abt. Insecta VIII. Buch Teil b, S. 1—121.

Quenouville, M. H.:
Introductory Statistics. Butterworth Springer, London 1950.

Reh, L.:
Zuchtergebnisse mit *Aspidiotus perniciosus* Comst. Jahrb. Hamburg wiss. Anst. Arb. bot. Mus. *17.* 1900, S. 237—257.

— Über Schildbildung und Häutung bei *Aspidiotus perniciosus* Comst. Zoologischer Anzeiger *23.* Nr. 264, 1900, S. 502—504.

— Untersuchungen an amerikanischen Obstschildläusen. Jahrb. Hamburg, wiss. Anst. Mitt. nat. Mus. Hamburg. Jahrg. 16. 1899, S. 123—141.

Romeis, B.:
Mikroskopische Technik, München 1948.

Sachtleben, H.:
Die San José-Schildlaus, *Aspidiotus perniciosus* Comst. Flugblatt Nr. 122/123. Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft. März 1933.

Schanderl, H., Lauff, G., und Becker, H.:
Studien über Myceton und Darmsymbionten der Aphiden. Z. Naturforsch. 4. b. April—Mai 1949, S. 50—53.

Sulc, R.:
Zur Anatomie der Cocciden. Zool. Anz., Bd. 34. 1909, S. 164—172.

Targioni-Tozetti, A.:
Studii sulle Cocciniglie. Mem. SOC. Ital. Sci. Nat. 3. 1867.

— Sur la cire qu'on peu obtenir de la Cochenille du Figuier *Coccus caricae* aut. C. R. Ac. Sci. Paris *65*. 1867.

Thiem, H., und Gerneck, R.:
Untersuchungen an deutschen Austernschildläusen im Vergleich mit der San José-Schildlaus. Arb. morphol. taxon. Ent. *1*. Berlin-Dahlem 1934, S. 130—158 und 208—238.

— Verbreitung, Entwicklung und Bestimmung der bisher in Deutschland aufgefundenen Austernschildläuse *(Aspidiotini)* unter Einschluß der roten Austernschildlaus *(Epidiaspis betulae)* und der San José-Schildlaus *(Aspidiotus perniciosus)* Z. Pflanzenkrankh. Jahrg. 44. Heft 11. 1934, S. 529—555.

Weber, H.:
Biologie der Hemipteren. Biol. Studienb. *11*. 1930.

— Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.

— Hemiptera III. In „Biologie der Tiere Deutschlands". Teil 31. 1935.

Wehmer, C.:
Die Pflanzenstoffe. *1*. Gustav Fischer, Jena, 1929. S. 443.

Witlaczil, E.:
Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Z. wiss. Zool. *43*. 1885. S. 149—174.

Tóth, L., Wolsky, A., und Bátori, M.:
Stickstoffassimilation bei den Aphiden und Homopteren. Z. f. vergl. Physiol. *30* 1942. S. 67—73.

Tóth, L., Wolski, A., und Bátika, E.:
Stickstoffassimilation aus der Luft bei den Rhynchoten (Insekta). Z. f. vergl. Physiol. *30*. 1942. S. 300—320.

Yalvac, S.:
Histologische Untersuchungen über die Entwicklung des Zeckenadultus in der Nymphe. Z. f. Morph. Ökolog. d. Tiere. *35*. 4. Heft. S. 536—585.

Zweigelt, F.:
Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktion der Pflanzenzellen. Zbl. Bakt. Parasitenk. 2. Abt. *42*. Nr. 10—14. 1914. S. 265—335.

129
3 Stern